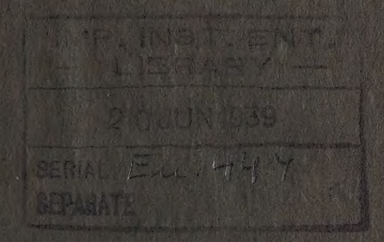
ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSHESKIJ JOURNAL



ТОМ VOLUME XVII ВЫП. FASC. 5

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА • 1938

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

ВНИМАНИЮ научных работников учреждений и организаций, вузов, техникумов, плановых комиссий, парткабинетов и библиотек СССР

С расширением деятельности научных учреждений Академии Наук СССР из года в год значительно возрастает количество выпускаемых ими трудов.

Чтобы облегчить и ускорить продвижение этих трудов к разнообразным группам потребителей научной книги, **ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР ВВЕЛО В ПРАКТИКУ**

Книжный абонемент,

т. е. порядок **РЕГУЛЯРНОЙ ВЫСЫЛКИ НОВЫХ ИЗДАНИЙ** на основе предварительной заявки абонента, в которой оговорены интересующие его постоянные серии трудов и тематических сборников, выпускаемых научными учреждениями Академии Наук СССР.

Преимущества книжного абонемента:

1. Абонемент даст возможность получать все выпускаемые серийные труды **НЕМЕДЛЕННО ПО ВЫХОДЕ ИЗ ПЕЧАТИ.**

2. Научный работник или учреждение, состоящие постоянными абонентами, **ПОЛУЧАЮТ ИЗДАНИЯ** Академии Наук СССР в **ПЕРВУЮ ОЧЕРЕДЬ**, независимо от ограниченности тиража, так как при тиражировании книг их заявки учитываются как твердые заявки потребителей книги.

3. Имея гарантию Издательства в получении очередной книги из намеченной серии, **АБОНЕНТ ИЗБАВЛЯЕТСЯ ОТ ПОИСКОВ И ПОТЕРИ ВРЕМЕНИ**, неизбежных при последующем подборе необходимых книг.

4. Постоянным абонентам обеспечено внеочередное выполнение всех их заказов и высылки справок информационно-библиографического характера, а также подбор и высылка всех изданных Академией Наук СССР трудов, **ИМЕЮЩИХСЯ** на складе Издательства.

Книги высылаются только наложенным платежом

ПРОСПЕКТ АБОНЕМЕНТНОГО СЕКТОРА с перечнем основных серий и сборников **ВЫСЫЛАЕТСЯ** по требованию **БЕСПЛАТНО**

Требования следует направлять по адресу:

Москва, Б. Черкасский пер., 2

Абонементному сектору „АКАДЕМКНИГА"

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

ZOOLOGITSCHESKIJ JOURNAL

ОСНОВАН АКАД. А. Н. СЕВЕРЦОВЫМ
FONDÉ PAR A. N. SEWERZOW

ТОМ XVII
ВЫПУСК 5

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА — 1938

Адрес редакции: Москва центр, ул. Герцена, 6, Ин-тут Зоологии МГУ, редакции
Зоологического журнала

К ВОПРОСУ О ПИТАНИИ ЛИЧИНКИ МАЛЯРИЙНОГО КОМАРА. РОТОВОЙ АППАРАТ ЛИЧИНКИ МАЛЯРИЙНОГО КОМАРА И ЕГО ДВИЖЕНИЕ ПРИ ПИТАНИИ ОРГАНИЗМАМИ ПОВЕРХНОСТНОЙ ПЛЕНКИ ВОДОЕМА

ЧАСТЬ 2. ЧЕЛЮСТНОЙ АППАРАТ ЛИЧИНКИ ANOPHELES И ЕГО ОТПРАВЛЕНИЯ

Э. Беккер

В предыдущей главе данного исследования[1] было выяснено, что личинка Anopheles при питании частицами поверхностной пленки водоема пользуется верхней губой (включая в ее состав эпифаринкс) лишь как аппаратом, направляющим сходящийся ток воды к центру челюстного аппарата: вершина угла, под которым сходятся приблизительные края тока, находится по средней линии головы между верхними челюстями. Таким образом, именно здесь, в области челюстного аппарата, пищевые частицы должны направляться в глотку. Следует подчеркнуть, что роли фильтра обе головные кисти не выполняют. На это следует обратить особое внимание именно потому, что ротовому аппарату мы готовы приписывать способность улавливать не только микроскопические организмы, но и частицы, находящиеся за пределами микроскопического видения, — коллоидную взвесь; некоторые авторы склоняются именно к тому, что эта коллоидная взвесь и растворенные в воде вещества могут вполне обеспечивать питание личинок комаров. Крайней точки зрения придерживается в этом смысле Hinman[2] (Хинмэн); автор приписывает верхнегубным кистям роль коловращательного аппарата (rotatory brushes), направляющего непрерывный ток воды в ротовую полость; роль фильтра для кистей он отрицает. Этот непрерывный ток воды с организмами и прочим материалом вводится в кишечник. Автор подчеркивает, что его предшественники не обращали внимания на введение значительного количества воды в кишечник. Если же, продолжает он, значительная часть пищи личинки состоит из растворенных в воде веществ, то большая часть организмов, введенных в кишечник, должна остаться непереваренной. Как на доказательство этого, автор ссылается на наличие неизмененной пищи в заднем отделе кишечника; здесь можно найти в неизмененном и даже в активном состоянии коловраток, инфузорий, жгутиковых, одноклеточных водорослей, нитчаток, синезеленых водорослей. Хинмэном был проведен ряд опытов с культурами Aëdes aegypti в стерилизованной фильтром Беркефельда воде, взятой из бочки, где личинки Aëdes разводились в большом числе. Культивирование в такой стерилизованной воде стерилизованных же яиц дало в конечном итоге взрослых комаров Aëdes aegypti в течение 8—9 дней, что соответствует сроку развития при наиболее благоприятных условиях. Аналогичные опы-

[1] См. Беккер Э. К вопросу о пиатнии личинок малярийного комара. 1. Ротовой аппарат и т. д. ч. I, Зоологический журнал, т. XVII, в. 1.

[2] Hinman E. H., A study of the food of mosquito larvae (Culicidae). American Journal of Hygiene, v. XII, 1930.

ты с представителями родов Anopheles и Culex автором не проводились. На этом основании автор считает, что Culicidae вводят с помощью ротовых кистей в кишечник воду с взвешенными в ней пищевыми частицами. Большая доля введенного материала остается непереваренной; от этого внешне непереваренного материала берется некоторое количество пищи, повидимому, именно те составные начала, которые способствуют росту (витамины); усваиваются же главным образом растворы и коллоидная взвесь. Опытов и выводов Хинмэна еще коснусь в дальнейшем.

Хинмэн приписывает существенную роль в питании личинки кистям верхней губы и обходит вопрос о роли челюстного аппарата в этом акте. Как я указывал в предисловии к первой главе данной работы, и другие авторы, специально дававшие описание челюстного аппарата личинки Anopheles, ограничивались этим описанием, не давая почти никаких пояснений о роли той или другой части аппарата; а между тем необычайная сложность и своеобразие челюстного аппарата, наконец, производимые им движения говорят о весьма существенной его функции в питании. Совершенно очевидно, что верхняя и нижняя челюсти с их массой по определенному плану расположенных волосков, щетинок, шипов, зубьев, гребней и складочек должны обладать и определенным функциональным значением, что именно в этом аппарате мы имеем фильтр, на котором задерживаются взвешенные в воде частицы; самое же движение челюстного аппарата, согласованное с движением кистей и эпифаринкса, должно направлять пищевые частицы к отверстию глотки. Но если имеется в наличии столь сложный аппарат, можно ли сомневаться в том, что проводимые им в кишечник пищевые частицы обладают существенным значением в питании личинки?

Челюстной аппарат личинки производит весьма сложные движения; сложность движений объясняется тем, что челюсти обладают не только собственным движением, но и участвуют в движении тех частей черепа, с которыми они сочленяются. Эти подвижные части черепа приводятся в движение специальными мышцами и в свою очередь непосредственно связаны с неподвижными частями, образующими наружную поверхность черепа, его дорзальную, вентральную и обе боковых стенки. Неподвижные части черепа служат опорой как для подвижных частей головного скелета, так и для мускулатуры этих последних. В состав дорзальной стенки черепа входит большая медиальная часть, так называемый фронтоклипеус (рис. 1_8)[1], обладающая яйцевидным очертанием; с той и с другой стороны она швом отделена от парной части, распространяющейся и на боковую поверхность черепа, представляющей совокупность темени (рис. 1), висков и щек. Фронтоклипеус не имеет ближайшего отношения к челюстному аппарату, а является лишь опорой для подвижных частей верхнегубного аппарата и их мускулатуры, а равно для радиальной мускулатуры глотки.

Боковые и вентральная стенки черепа представляют одно связное целое: они служат опорой как для всех подвижных частей скелета головы, так и для мускулатуры, приводящей данные части в движение. На нижней поверхности черепа пробегает медиальный продольный шов от края широкого затылочного отверстия у задней границы черепа почти до переднего края черепа. Здесь впереди конца непарного шва череп образует небольшой выступ (рис. 2,13_{52}), прикрывающий две друг на друга налегающие непарные части нижней губы, определяемые авторами как подподбородок (submentum) (рис. 2_{50}) и подбородок (mentum) (рис. 2_{51}). Хитинизированная вер-

[1] Рис. 1 по 12 включительно см. ч. 1 данной работы.

шина той и другой части нижней губы выдается из-под медиального выступа. Нижняя поверхность черепа в ее совокупности соответствует затылку. Приблизительно в середине правой и левой половины затылка имеется по короткому продольному рубцу, намечающему место прикрепления к наружному скелету заднего конца парного внутреннего скелета (tentorium) (рис. 2), который служит местом прикрепления для ряда мышц головы, как-то: радиальной глоточной (рис. 2_{40}) и усиковой мышц (рис. 2). Сбоку от медиального выступа передний край затылка образует у боковой границы вентральной поверхности головы по выступу (рис. 13_{52}), боковой край которого утолщен и выступает в виде короткого продольного ребра (рис. 13_{53}). В это ребро упирается конец выроста верхней челюсти (рис. 13_{54}), который служит осью вращения челюсти.

Упомянутый выше парный шов, отделяющий фронтоклипеус от боковых участков черепа, наружно представлен бороздкой. Однако под бороздкой расположена аподема: на протяжении бороздки покровы образуют выступающую в полость черепа складку, которая способствует прочности черепа и служит местом прикрепления ряда мышц [мышц, расширяющих глотку, и мышц, приподнимающих небо ротовой полости (рис. 1_{36}, 1_{37})]. Сбоку от переднего конца каждой аподемы расположен выступ, на котором расположен одночленистый усик (рис. 13, 14, 15_{55}). Медиально от переднего конца двух аподем от задней, более широкой, части черепа отходит передняя часть головы (клипеолабральный выступ), соответствующая наличнику и верхней губе и несущая на своем конце и на вентральной поверхности аппарат, вызывающий своим движением ток воды (см. главу 1 данной работы). На рис. 14 и 15, представляющих вид головы спереди, клипеолабральный выступ срезан и через образованное срезом отверстие, ведущее в полость черепа, видна глотка (рис. 14, 15_{40}); удаление клипеолабрального выступа позволяет видеть и глоточное (ротовое) отверстие, ведущее из ротовой полости, окруженной челюстями и небом (задней частью вентральной стенки клипеолабрального выступа), в глотку. С передним концом аподемы, пробегающей под швом, ограничивающим фронтоклипеус со сторон, связана и подвижная часть черепа, заложенная между основаниями челюстного аппарата. Эта подвижная часть черепа обладает формой буквы Y, состоя из относительно тонкой и гибкой парной ветви и из широкого непарного отдела, заложенного между двумя верхними челюстями. Вся эта Y-образная система перекладин расположена в поперечной плоскости на границе клипеолабрального выступа и задней, более широкой, части головы. В то время как передний край затылка (рис. 2, 13_{52}), выступая в виде воротничка, окружает основание челюстного аппарата с боков и с вентральной стороны, указанная система перекладин ограничивает челюстной аппарат с дорзальной стороны; непарная часть системы, сочленяясь с нижней губой (рис. 14, 15_{50}), образует медиальный мостик (рис. 14_{46}, 15), разобщающий верхние и нижние челюсти той и другой стороны. Все описанные части играют таким образом роль рамки, окружающей два боковых участка, на которых расположены верхние и нижние челюсти, основания которых тонкой перепонкой соединены с рамкой.

Парная ветвь (рис. 14_{56}, 15) Y-образной перекладины служит прямым продолжением переднего конца парной аподемы; таким образом, именно аподемы служат опорой и для системы перекладин. Это существенно именно потому, что эта система не неподвижна: при участии определенных мышц она производит колебательные движения, которые играют роль при введении пищи из ротовой полости в глотку. Подвижность парной перекладины сказывается и на эн-

ОБЪЯСНЕНИЕ К РИСУНКАМ

1—основание усика. 2—усик. 3—фронтоклипеус (лобнолицевой щиток). 4—мышца продольного рычага. 5—непарная мышца дужки заднемедиального выступа. 6—парная мышца дужки. 7—затылочная мышца. 8—вырост перекладины фронтоклипеуса. 9—треугольный щиток в вырезе фронтоклипеуса. 10—хитинизированный боковой край фронтоклипеуса. 11—продольный рычаг. 12 — нижний листок перекладины фронтоклипеуса. 13—кисть. 14—подкистевой склерит. 15—кожистый участок верхней губы. 16—передний отдел наличника (лицевого щитка). 17—переднемедиальная лопасть. 18—лопасть кожистого участка. 19—заднемедиальный выступ эпифаринкса. 20—поясок. 21—сочленевная ямка пояска. 22—бугорок продольного рычага. 23—сухожилие мышцы продольного рычага. 24—лопасть подкистевого склерита. 25 — дужка заднемедиального выступа. 26—сухожилие парной мышцы дужки. 27—сухожилие непарной мышцы дужки. 28—треугольный склерит заднемедиального выступа эпифаринкса. 29—шипы заднемедиального выступа. 30—волоски. 31—нижнечелюстное щупальце. 32—приводящая мышца верхней челюсти. 33—место прикрепления парной мышцы дужки. 34—место прикрепления мышцы продольного рычага. 35—отводящая мышца верхней и нижней челюсти. 36—мышца, расширяющая глотку. 37—мышцы, расширяющие глотку и небо ротовой полости. 38—лопасть нижней челюсти. 39—приводящая мышца нижнечелюстной лопасти. 40—глотка и мышца ее расширяющая. 41—задний узкий отдел глотки. 42—пищевод. 43—слюнной резервуар. 44—парный слюнной проток. 45—верхняя челюсть. 46—подглоточник. 47—его мышца. 48—нижняя губа. 49—эндоскелет головы. 50—подподбородок. 51—подбородок. 52—латеральный выступ затылка. 53—ребро. 54—вентральный сочленовный отросток мандибулы. 55—основание усика. 56—парная ветвь Y-образной перекладины. 57—хитиновые дужки, ограничивающие отверстие глотки со сторон. 58—отверстие протока слюнных желез и прикрывающий его клапан. 59—окно подглоточника. 60—зубцы поперечного кольца. 61—двухвершинный зубец. 62—трехвершинный зубец. 63—мешковидный вырост. 64—выступ для прикрепления мышцы гипофаринкса. 65—сочленение верхней челюсти с парной перекладиной. 66—шипы верхней челюсти, проталкивающие пищу в глотку. 67—сухожилие сгибателя верхней челюсти. 68—терка верхней челюсти. 69—вентральный клык терки. 70—дистальный клык. 71—веерообразные пластины. 72—серповидные выросты. 73—саблевидные выросты. 74—дорсальные щетинки. 75—стволик (stipes). 76—нижнечелюстное щупальце. 77—сочленовная головка нижнечелюстного щупальца. 78—концевой аппарат нижнечелюстного щупальца. 79—дужка в основании нижней челюсти. 80—рычажок аппарата, поднимающего лопасть нижней челюсти. 81—опорный рычажок того же аппарата. 82—сочленение лопасти и щупальца нижней челюсти. 83—плоские волоски у медиального конца гребня. 84 — полоски утолщений на гребне челюстной лопасти (складочки там же). 85—субантеннальная щетинка. 86—ось вращения верхней челюсти. 87—антеннальная железа (головная почка). 88—надглоточный узел.

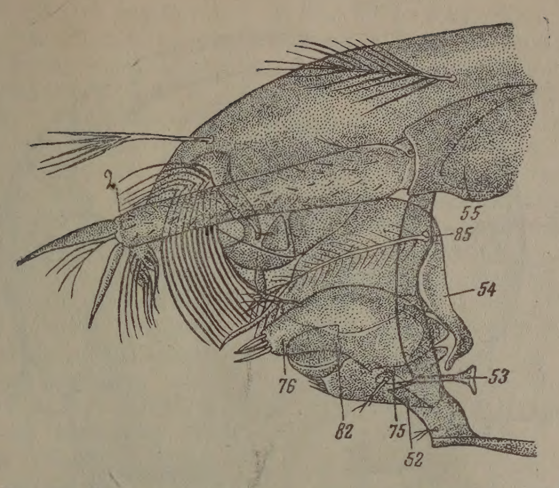


Рис. 13. Вид передней части головы личинки Anopheles maculipennis с левой стороны. Щека за исключением края, прикрывающего основание челюстного аппарата, удалена

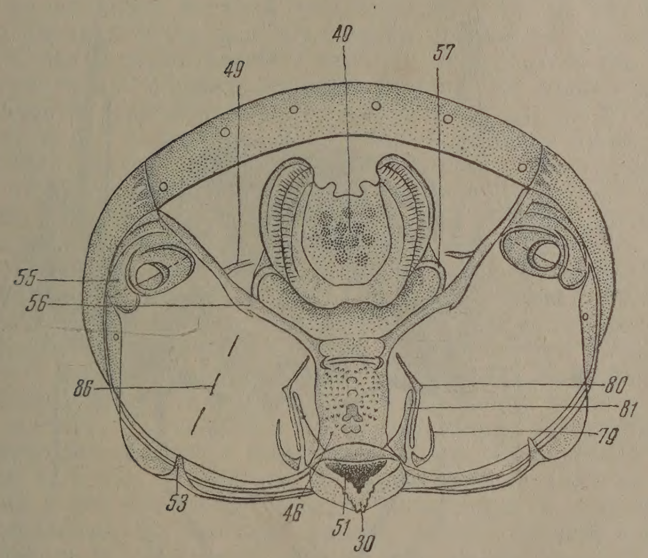


Рис. 14. Поперечное сечение головы на границе клипеолабрального выступа и задней части головы. Челюстной аппарат удален

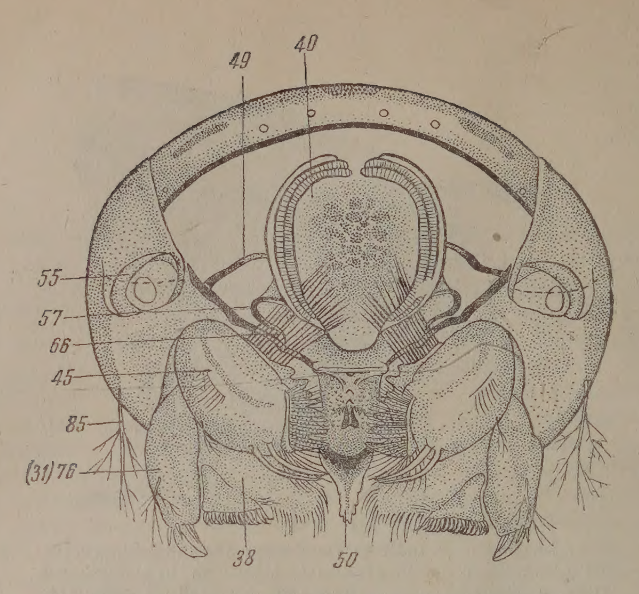


Рис. 15. То же. Челюстной аппарат на месте

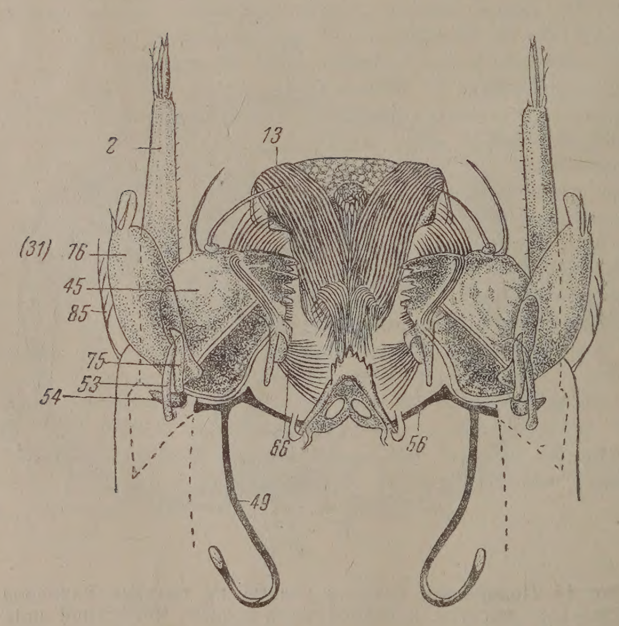


Рис. 16. Верхняя губа со сложенными кистями, челюстной аппарат с удаленной нижнечелюстной лопастью и эндоскелет головы. Вид с вентральной стороны

доскелете — tentorium, который также не абсолютно неподвижен. Tentorium (рис. 14, 15, 16_{49}) личинки представляет парную тонкую цилиндрическую перекладину, берущую начало от парной ветви Y-образной системы перекладин у места ее отхождения от аподемы. Перекладина tentorium идет назад, слегка уклоняясь к нижней поверхности черепа; около затылочного отверстия перекладина дугообразно (рис. 16_{49}) загибается вниз и вперед и оканчивается на затылке несколько сбоку от медиального продольного шва затылка (рис 2). Таким образом, каждая перекладина tentorium связана с наружным хитином в двух местах. В самом строении tentorium имеется ясное указание на то, что каждая его перекладина — результат впячивания наружного хитина в двух точках, именно в местах его соединения с наружным хитином. Хитин экзоскелета состоит из двух слоев — наружного окрашенного — экзокутикулы и внутреннего бесцветного и вместе с тем более мягкого и эластичного — эндокутикулы. Так как tentorium является впячиванием наружного хитина, слои меняются своим относительным положением: экзокутикула располагается по оси перекладины, эндокутикула окружает его; поэтому осевая часть перекладины черная, а окутывающий слой бесцветный. Однако в перекладине tentorium личинки Anopheles осевая черная нить экзокутикулы тянется не на всем протяжении перекладины: она прерывается там, где перекладина образует дугообразное колено. Таким образом, колено является местом схождения и срастания двух впячиваний наружного хитина, образовавших перекладину tentorium. Отсюда понятно, что перекладина tentorium может деформироваться и перемещаться вместе с Y-образной системой перекладин.

Приблизительно по середине парная ветвь Y-образной системы перекладин несет небольшой выступ для образования верхнего (переднего) сочленения с верхней челюстью (рис. 14, 15, 16). Несмотря на то, что верхняя челюсть в сочленении вращается около определенной оси, связь перекладины с верхней челюстью очень прочная. Парная перекладина служит основной опорой не только для челюстного аппарата, tentorium и непарной части Y-образной скелетной системы, но и для глоточного отверстия. Глоточное отверстие (рис. 14 и 15) представляет широкую зияющую щель, с вентральной стороны ограниченную непарной частью Y-образной системы и ближайшими к ней частями парной перекладины; со сторон глоточное отверстие ограничено парной тонкой, эластичной дужкой (рис. 14, 15_{57}). Эта дужка одним своим концом упирается в парную перекладину медиально от сочленения последней с верхней челюстью, а другим концом -в дорзальную стенку глотки. Именно благодаря дужкам глоточное отверстие постоянно открыто, что обеспечивает непрерывную работу аппарата верхних челюстей. проталкивающего в глотку пищу, и поступление в глотку в любой момент крупных пищевых частиц. Дорзальный край глоточного отверстия также поддерживается скелетным элементом в виде поперечной полоски хитина (см. ч. I, рис. 7). Мягкое небо, выстланное нежным хитином с волосками и расположенное между поперечной полоской хитина и заднемедиальным бугром эпифаринкса, делает возможным перемещение поперечной хитиновой полоски и соответствующее изменение контура глоточного отверстия, что, конечно, существенно при поглощении такой крупной добычи, как дафнии и пр. Мягкое небо ограничивает с дорзальной стороны промежуток между челюстями. Вентрально эту полость ограничивает непарная часть Y-образной системы, дополняемая частями нижней губы. Этой непарной части авторами дается двоякая морфологическая оценка: одни (как, например, Puri), называя ее praementum, видят в ней конечный отдел

нижней губы, другие считают ее подглоточником (hypopharynx). Основанием для первого мнения служит положение отверстия слюнного протока, расположенного у вентральной границы глотки (рис. 17_{58}); в этом случае за гипофаринкс принимают узкий порожек, отделяющий отверстие слюнного протока от отверстия глотки. Основанием считать непарную часть Y-образной системы подглоточником служит самое положение ее между челюстями, а равно

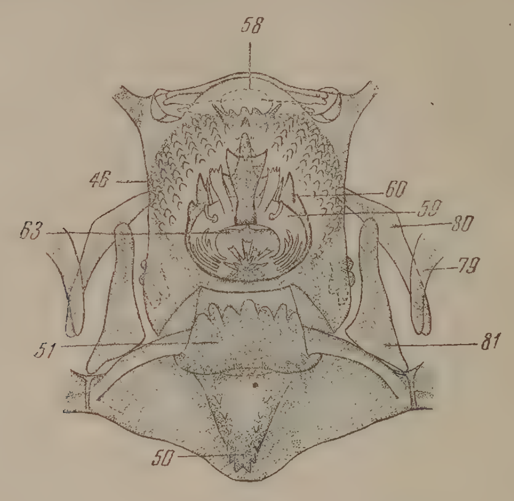


Рис. 17. Нижняя губа и гипофаринкс

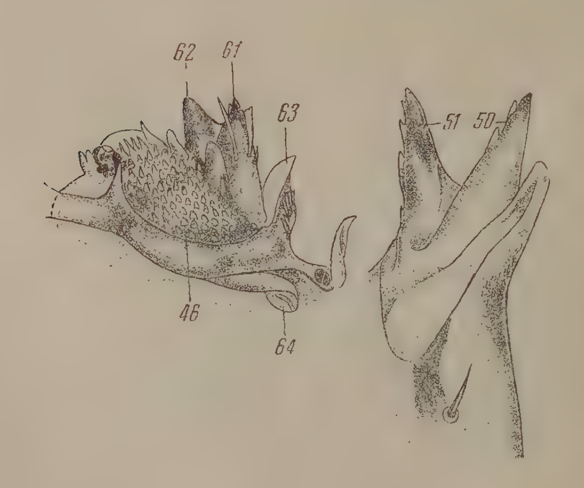


Рис. 18. То же в профиль

и тот несомненный факт, что отверстие слюнного протока, занимая первоначально положение между нижней губой и гипофаринксом, может перемещаться на последний. Мы придерживаемся второго взгляда и в дальнейшем будем называть непарную часть Y-образной системы гипофаринксом.

Гипофаринкс (рис. 17, 18_{46}) образует куполообразно возвышающееся дно ротовой полости, боковые края которого (рис. 18) утолщены и у отверстия глотки продолжаются в парную перекладину (рис. 14, 15, 17, 18). На стороне, обращенной к нижней (рис. 17,

18_{50} и $_{51}$) губе, поверхность купола образует два рядом лежащих окна, круглых участка, затянутых тонким хитином (рис. 17_{59}). Оба окна, которые Puri без достаточных оснований считает рудиментами нижнегубных щупалец, обнесены общим кольцом утолщенного хитина, несущим зубцы (рис. 17_{60}, 18). Полоска утолщенного хитина пересекает это кольцо в медиальной плоскости, разобщая оба окна и образуя между ними перекладину. Ряд зубцов, из которых 2 передних особенно мощны, расположен медиально на перекладине и далее назад в направлении к отверстию слюнного протока; передний из них сложной формы и двухвершинен (рис. 17, 18_{61}); следующий (рис. 18_{62}) несет при основании по короткому боковому зубцу. Все медиальные зубцы наклонены несколько назад к отверстию глотки. Верхняя часть утолщенного кольца, охватывающего оба окна, несет поперечный ряд зубцов, впереди которых на поверхности двух окон расположена группа щетинок и зубчатая прозрачная пластинка. Функциональное значение всех упомянутых зубцов ясно из их положения и направления: они предназначены задерживать пищу, давая ей возможность направиться лишь в сторону глотки. Иным значением обладают те многочисленные мелкие шипики, которые покрывают заднебоковые поверхности купола; их значение выяснится в дальнейшем. На задней периферии купола отходит нежный полукруглый клапан (рис. 17_{58}), направленный косо назад и прикрывающий отверстие слюнного протока; он, видимо, направляет слюну в глотку. На переднем конце перекладины, разобщающей оба окна, сидит дорзовентрально сплющенный мешковидный тонкостенный вырост (рис. 17, 18_{63}), а вентрально от него, расположенные в два ряда, радиально направленные выросты, значение которых может стать понятным только по рассмотрении верхних челюстей. Еще более вентрально, ниже края купола, на стороне гипофаринкса имеется выступ; ему, а также вышеупомянутым выростам на перекладине, разобщающей оба окна, на внутренней поверхности нижней губы на том именно выросте, который определяется как mentum (подбородок), соответствуют углубления. Эти углубления указывают на то колебательное движение, которое производят как гипофаринкс, так и нижняя губа во время работы челюстного аппарата. Это движение не пассивное: те две боковые полоски, которые образуют рамку гипофаринкса, оканчиваются близ нижней губы выступом (рис. 18_{64}), к которому прикрепляется небольшая мышца; неподвижный конец этой мышцы прикреплен к затылку около заднего конца tentorium, медиально от него. Сокращение данной пары мышц опускает гипофаринкс, именно его вентральный край, и придает зубцам гипофаринкса иное положение. Сокращение этой же пары мышц вызывает и встречное движение двух выростов нижней губы, которые, будучи подвижно соединены с гипофаринксом, наклоняются дорзально. Таким образом, роль submentum (рис. 18_{50}) и mentum (рис. 18_{51}) нижней губы сводится к перекидыванию пищевых частиц на зубцы гипофаринкса, которые в следующий момент, при расслаблении мышц, перекидывают пищу в глотку. Для выполнения своей роли как подбородок, так и подподбородок снабжены у краев зубцами и углублены на стороне, обращенной к гипофаринксу.

Челюстной аппарат личинки, а именно верхние и нижние челюсти, расположен под основной половиной (рис. 13) клипеолабрального выступа, причем верхние челюсти занимают положение по обе стороны гипофаринкса, а нижние челюсти по обе стороны двух выростов нижней губы (рис. 15). В своем основании обе челюсти каждой стороны соединены друг с другом так, что их колебательные движения происходят синхронично. Эти связанные друг с другом особым сочленением части верхней и нижней челюсти прикрыты

воротничком (рис. 13), образуемым краем щеки и подбородка. Верхняя челюсть общей своей формой напоминает полудиск, прямая сторона которого обращена к середине тела (медиально), а полуокружность латерально. Дорзальная поверхность верхней челюсти

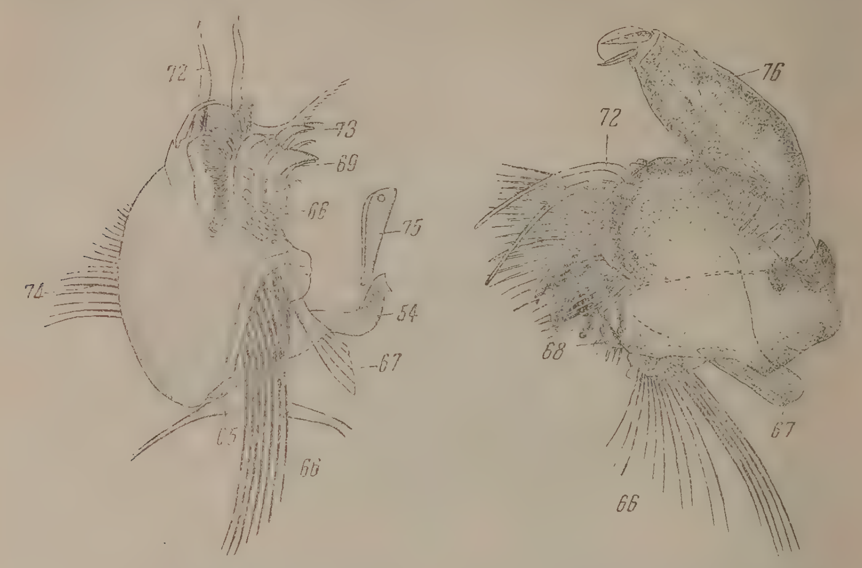


Рис. 19. Левая верхняя челюсть с медиодорзальной стороны

Рис. 20. Правая верхняя челюсть с дорзальной стороны

(рис. 15, 16_{45}, 19, 20) почти плоска; она соприкасается с вентральной поверхностью клипеолабрального выступа, который в данном месте прикрыт дистальной частью фронтоклипеуса, загнутого по сторонам на вентральную поверхность (ср. рис. 2). Вентральная поверхность верхней челюсти неравномерно выпукла. Большую проксимальную половину медиального края челюсти занимает вытянутое вдоль края отверстие (рис. 21), которым полость верхней челюсти сообщается с полостью черепа; край отверстия соединяется с перепончатым покровом, затягивающим то отверстие черепа, в котором сидят челюсти данной стороны. По дорзальному краю отверстия, близко от проксимального конца медиального края, расположен небольшой выступ для сочленения с парной перекладиной черепа (рис. 19_{65}), а несколько дистальнее ряд длинных плоских шипов (рис. 15, 16, 19, 20, 21_{66}), образующих сплошную стопку, сужающуюся проксимально и дистально.

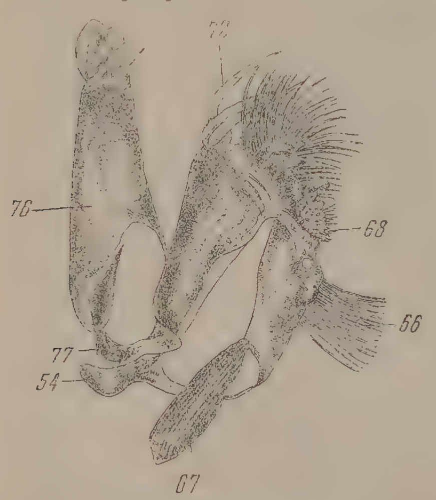


Рис. 21. Верхняя челюсть и нижнечелюстное щупальце с медиальной стороны

К свободному концу своему каждый шип сужается в нить. Вся стопка направлена в глотку и, при движении челюсти к середине, вдается глубоко в глотку; ее назначение — проталкивать пищу

в глотку. От края отверстия челюсти отходит длинным сухожилием приводящая мышца (сгибатель) верхней челюсти (рис. 19, 20, 21_{67}). На дистальном конце отверстия верхней челюсти, приблизительно на середине длины медиального края, имеется тупой выступ, которым верхняя челюсть при сгибании упирается в гипофаринкс; выступ, таким образом, ставит предел сгибанию верхней челюсти. Вблизи вентрального края отверстия верхней челюсти от вентральной поверхности последней широким основанием отходит длинный хитиновый стержень (рис. 13, 19, 21_{54}). Стержень расположен отвесно к вентральной поверхности челюсти, причем на продолжении его оси лежит переднее сочленение челюсти. Постепенно сужаясь, стержень на своем конце слегка загнут и образует легкий выем, которым упирается в краевое ребро (рис. $13_{53,54}$ и $16_{53,54}$) на боковом выступе края подбородка. Такое сочленение позволяет основанию челюсти несколько перемещаться вдоль краевого ребра, что в свою очередь связано с подъемом и опусканием гипофаринкса. Вдоль стержня, своим концом, образующим с краевым ребром заднее сочленение, и далее через переднее сочленение проходит ось вращения верхней челюсти (рис. 14_{86}). В то время как пучок длинных шипов на базальной части верхних челюстей служит только для проталкивания пищи в глубину глотки, аппарат из разнообразных выростов на дистальной части верхней челюсти служит для отцеживания пищевых частиц из тока воды (фильтрации воды) и для направления захваченной фильтрацией воды пищевых частиц к глотке. Этот аппарат служит как для захватывания самых грубых частиц, так и микроскопически малых. В этом акте терка (рис. 19,20, 21_{68}), расположенная непосредственно дистальнее упомянутого выше выступа на медиальном краю верхней челюсти, играет второстепенную роль; существенна роль грубых клыкообразных выростов, полукругом опоясывающих терку с дистальной стороны, а также ряды щетинок и группки шипов, расположенных латерально от терки и длинных выростов, на выпуклой поверхности челюсти. Терка (рис. 19, 21_{68}) представляет выступающую овальной формы площадку в проксимальной своей половине, покрытой мельчайшими шипообразными выростами, образующими густую щетку; дистальнее площадка покрыта более грубыми и в небольшом числе коническими бугорками. Именно эта дистальная часть терки окружена крупными клыкообразными выростами. Особенно крупны два изогнутых клыка, из которых один, несущий 6 зубцов на своем краю (рис. 19, 22_{69}), расположен вентрально от покрытого бугорками участка терки, а другой дистально от него (рис. 22_{70}). Оба клыка срослись своими основаниями и расположены под тупым углом друг к другу, играя, таким образом, роль ложкообразного загребающего органа, оттесняющего крупный пищевой материал в направлении к глотке. Дополнением к этим двум клыкам служат 3 также крупных, но относительно более коротких, прямых клыка, ограничивающих площадку с дорзальной стороны. Два первых указанных клыка названы Puri терминальными шипами, три последних—субтерминальными, мелкие выросты проксимальной щетки—пальцевидными выростами. Итак, совместно с окружающими ее клыками терка при фильтрации у поверхности воды играет роль органа хватания крупных пищевых частиц.

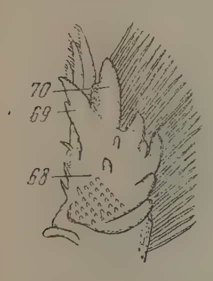


Рис. 22. Конец правой верхней челюсти с медиальной стороны

Несомненно, однако, что при питании на дне водоема и на поверхности растительности терка и клыки служат органом, с по-

мощью которого пища отрывается от субстрата и подвергается измельчению; последнее при фильтрации не имеет места.

При актах отгрызания, разгрызания и дальнейшего измельчения пищи главную роль играет гипофаринкс: в этих случаях клыкообразные выросты верхней челюсти противополагаются зубцам поперечного ряда на утолщенном полукольце, охватывающем окна гипофаринкса; терка верхних челюстей в свою очередь противополагается бугорчатой боковой поверхности гипофаринкса (рис. 25). При захватывании мелких пищевых частиц главная роль во всем челюстном аппарате принадлежит группам щетинок, расположенных на дистальной части верхней челюсти и на верхней ее поверхности. Главная группа таких щетинок располагается по дуговой линии, которая начинается на дистальном конце челюсти впереди двух терминальных клыков и, перейдя на дорзальную поверхность, сле-



Рис. 23. Левая верхняя и нижняя челюсти с медиодорзальной стороны

дует параллельно ряду субтерминальных клыков. Щетинки этого ряда сидят в глубокой борозде, длинны, сплющены и в основании своем прилегают плоскими поверхностями друг к другу. Над этим рядом щетинок расположен друг за другом ряд тонких пластин, край которых изрезан на нитевидные отростки, в совокупности (рис. 23_{71}) образующие густую щетку. Дополнением к данному ряду щетинок служат две группы выростов. Одна группа из 4 особенно крупных выростов расположена латерально от дистального конца упомянутого ряда щетинок (рис. 23_{72}); Puri называет их серповидными волосками. Другая группа, состоящая также из трех крупных, однако несколько более коротких выростов, расположена рядом с терминальными клыками, непосредственно вентрально от них (рис. 19, 23_{73}). Puri называет их саблевидными шипами. Выросты той и другой группы, судя по их сочленению в самом основании, представляют очень увеличенные щетинки. Будучи на медиальном своем краю покрыты рядом ресничек, все эти выросты содействуют в улавливании мелких пищевых частиц, задерживая и более крупные.

Однако их роль этим не ограничивается: они служат также для очистки нижних челюстей и нижней губы, снимая с них застрявшие пищевые частицы. Второй ряд щетинок, расположенных на дорзальной поверхности верхней челюсти следует вдоль дугообразного латерального края челюсти (рис. 19, 20, 23_{74}). Эти щетинки наиболее длинны в средней части ряда; дистальный конец ряда переходит в группу небольших шипиков. Основное назначение этой группы щетинок, очевидно, очищать небо, т. е. вентральную поверхность клипеолабрального выступа. Совершенно ясно, что движение верхней челюсти к средней линии способствует схождению поступающего тока воды к центру. Вылавливание частиц пищи из тока, очевидно, происходит уже при сближении верхних челюстей, однако наиболее эффективно действует ловчий аппарат верхних челюстей в тот момент, когда верхние челюсти наиболее сближены; при этом оба ряда ловчих щетинок и серповидные и саблевидные выросты той и другой челюсти перекрещиваются и образуют ловчую

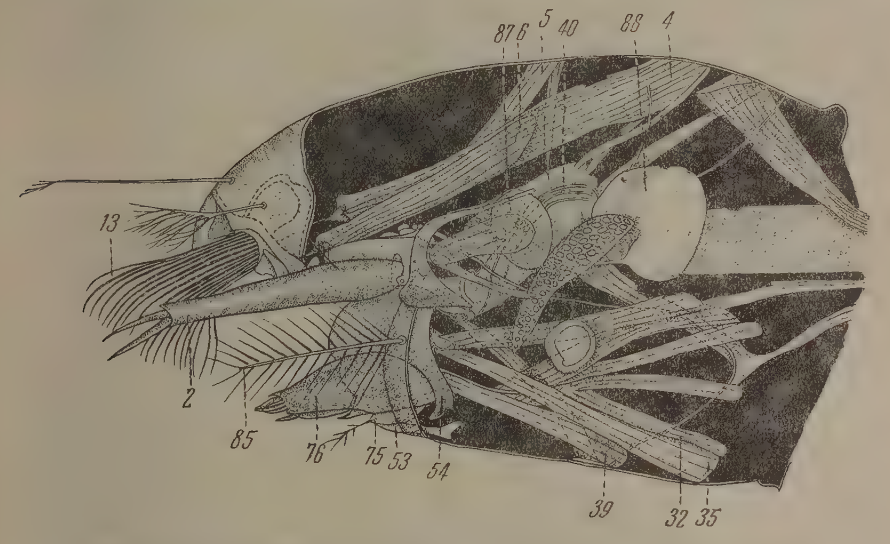


Рис. 24. Голова личинки слева по удалении левой половины черепа

сеть (рис. 2). На вентральной поверхности верхней челюсти имеется пара ветвистых щетинок, видимо, играющих роль органов осязания. Колебание двух верхних челюстей происходит не в одной и той же плоскости (именно во фронтальной плоскости), как можно было бы ожидать. Как видно из рис. 14, оси вращения верхней челюсти правой и левой стороны образуют друг с другом острый угол, вершина которого направлена дорзально; отсюда следует, что плоскости, в которых колеблется та и другая челюсть, образуют тупой угол, направленный своей вершиной вентрально. В плоскости колебания верхней челюсти и расположены обе мышцы, приводящие челюсть в движение, т. е. ее сгибатель и разгибатель (иначе приводящая и отводящая мышцы челюсти). Разгибатель слагается из двух тяжей (рис. 2, 24_{35}), берущих начало на виске и затылке и общим коротким сухожилием прикрепляющихся к латеральному краю основания челюсти. Сгибатель верхней челюсти слагается из нескольких тяжей (рис. 1, 2, 24_{32}), берущих начало на тех же участках стенки черепа и связанных с общим длинным сухожилием, отходящим от челюсти проксимально от терки (рис. 19, 20, 21_{67}).

Нижняя челюсть (рис. 23, 24, 25, 26) производит свои колебания синхронно с верхней челюстью. Иначе и не могло бы быть, так как указанный разгибатель верхней челюсти (рис. 24_{35}) одновременно обслуживает и нижнюю челюсть; кроме того, часть нижней челюсти, именно ее щупальце, связана сочленением с отростком верхней челюсти, образующим „заднее“, т. е. вентральное сочленение



Рис. 25. Левая верхняя челюсть и гипофаринкс; вид слева

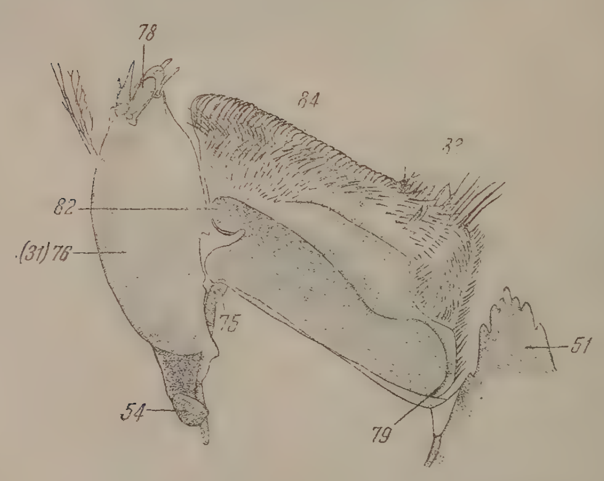


Рис. 26. Нижняя челюсть с дорзальной стороны

с черепом (рис. 21_{77}). Роль нижней челюсти авторами излагается неправильно и во всяком случае неполно. Как будет ясно из последующего изложения, Puri представляет себе путь тока воды не таким, каков он в действительности. Неверно именно то, что нижние челюсти и submentum одинаково выступают над поверхностной

пленкой водоема; причина отвлекания тока воды под прямым углом в стороны заключается в основном именно в том, что край лопасти нижней челюсти неровен и поэтому не на всем протяжении выступает над поверхностью пленки. Отсюда неправильно и то утверждение Puri, что нижние челюсти прерывают всякий выход назад для притекающей воды: вода в действительности утекает из ротовой полости через край нижнечелюстной лопасти и притом только по этому пути. Правильна мысль Puri, что колебательное движение нижних челюстей служит для прочищения тока воды, однако оно служит не только для улавливания частиц из воды, но и для направления потока воды в стороны; наконец, улавливание частиц происходит не из тока, проходящего под нижними челюстями, а из токов, идущих иными путями, о чем будет изложено в дальнейшем. Неправильно судит Puri и о роли щупальца нижней челюсти; свое мнение о роли щупальца Puri излагает в следующей фразе: «Когда личинка кормится у поверхности воды, листовидные придатки на вершине щупальца служат для того, чтобы держаться за поверхность пленки и таким образом держать голову личинки в данном положении". Концевой аппарат челюстного щупальца служит совсем не для того, чтобы держаться за поверхностную пленку. Роль этого аппарата ясно вытекает как из синхронического движения щупальца с остальным челюстным аппаратом и ротовыми кистями, так и из строения концевого аппарата, а именно взаимного расположения его частей.

Каждая из двух нижних челюстей слагается из трех частей, которые авторами определяются как стволик (stipes), лопасть (lobus: lacinia+galea) и щупальце (palpus maxillaris). Стволик (рис. 13, 24, 26_{75}), который обычно как основание для дистальных частей челюсти является самой солидной частью нижней челюсти, у личинки является ничтожного размера клиновидным элементом с сужением к проксимальному концу. Этот элемент пристроен к ребру вдоль латерального края бокового выступа на переднем краю затылка (рис. 24, 26_{75}). На дистальном конце элемента имеется на дорзальной поверхности небольшой уступ, на который опирается наружным концом своего основания лопасть нижней челюсти (рис. 26_{75}). За этот уступ выдается закругленный конец стволика, несущий пору с сидящей в ней ветвистой щетинкой. Слабое развитие стволика объясняется тем, что стволик в значительной мере утратил свое значение опоры для дистальных частей нижней челюсти, так как щупальце обособилось от стволика и нашло себе новую опору в виде вентрального сочленовного отростка верхней челюсти: основание щупальца образует сочленовную головку (рис. 21_{77}), входящую в ямку у конца сочленовного отростка верхней челюсти. Кроме того, рядом с данной сочленовной головкой дорзальный край щупальца образует выступ (рис. 21, 29), который заходит за нижний край основания верхней челюсти; благодаря этому движение верхней челюсти в медиальном направлении (ее сгибание) вызывает согласованное движение щупальца нижней челюсти. Это движение нижнечелюстного щупальца, которое своим концевым аппаратом придерживается поверхностной пленки водоема, служит для разобщения приходящего и уходящего тока воды, т. е. тока, направленного к центру челюстного аппарата, и тока, уходящего в стороны. Для разрезания поверхностной пленки на области двух токов служат 3 чешуйки, представляющие видоизменение щетинки. Для выполнения своей роли все 3 чешуйки сходятся в медиальном направлении под острым углом (рис. 23_{78}); обе вентральнее расположенные чешуйки связаны на медиальном краю друг с другом особым сцепочным аппаратом; третья, меньшая, чешуйка занимает по

отношению к двум другим дорзальное положение и частью своего медиального края выступает за край других чешуек (рис. 28), образуя, таким образом, лезвие всего клиновидного медиального края, образуемого сообща тремя чешуйками. Кроме трех чешуек, на конце щупальца имеются 4 щетинки, из которых 2 более тонких, приблизительно цилиндрической формы, направлены медиально; щетинки сидят на выступающем дорзальном краю (рис. 28) щупальца, тесно прилегая друг к другу. Эти две щетинки служат специально органом чувства. Две другие щетинки шипообразны и играют механическую роль, подпирая латеро-дорзальный и латеро-вентральный угол всего конечного аппарата (большая щетинка занимает латеро-дорзальное положение). На дорзо-латеральной поверхности щупальца расположена большая сложно разветвленная щетинка (рис. 26), которая содействует центростремительному току воды, загребая воду со стороны. Ряд коротких щетинок, расположенных на щупальце вдоль его дистальной части на дорзальной поверхности, служит для очистки вентральной поверхности верхней челюсти. Лопасть нижней челюсти (рис. 2, 23, 26, 27, 29_{38}) выполняет троякую функцию: во-первых, она служит сетью, вылавливающей из воды преимущественно мелкие пищевые частицы; однако часть лопасти, ближайшая к нижнегубным выростам, помогает последним в задержании крупных пищевых частиц. Во-вторых, она очищает от засорения как нижнюю губу, так и вентральную поверхность верхней челюсти. В-третьих, главную массу притекающей в ротовую полость воды она направляет при некотором участии нижней губы в стороны; небольшая часть воды пропускается ею назад к медиальной линии. С первой и второй ролью лопасти связано ее развитие в ширину: она преграждает все возможные выходы для воды, оставляющей ротовую полость, и приходит в непосредственное соприкосновение с боковой поверхностью двух частей нижней губы. Самая форма лопасти и ее косое расположение вдоль медиального края бокового выступа затылка (рис. 29) являются приспособлением к ее второй функции—очистке прочих частей челюстного аппарата. В общем лопасть обладает формой двускатного шатра, длинные скаты которого обращены дорзомедиально (именно к верхней челюсти) и вентролатерально. Дорзомедиальный скат выстлан нежным покровом с большим числом мягких щетинок (рис. 26); вдоль основного его края и вдоль медиального края имеется рамка более прочного хитина (рис. 26, 27). Наружная стенка лопасти, вентролатеральная по положению, состоит из более грубого хитина (рис. 27, 29). Медиальная стенка в общем треугольна и густо покрыта щетинками, направленными в сторону ротовой полости (дорзально) (рис. 26). Задний край, иначе основание, медиальной стенки дугообразно вогнут (рис. 26, 27_{79}) и состоит из полоски твердого хитина, вентральный конец которой соединен с тонким рычажком (рис. 14, 17, 27_{80}), в покое расположенным вдоль бокового края гипофаринкса. На середине своего протяжения этот рычажок согнут, причем место сгиба сочленено с концом другого, более толстого рычажка (рис. 14, 17, 27_{81}), вентральный расширенный конец которого сочленен сбоку с основанием нижней губы (рис. 17). К свободному дорзальному концу тонкого рычажка прикрепляется мышца, неподвижный конец которой прикреплен к затылку непосредственно медиально от места отхождения от затылка tentorium (рис. 2 и 24). Сокращение мышцы вращает тонкий рычажок около его середины и отводит медиальный конец лопасти вперед—поднимает ее, причем основание лопасти выступает из-под переднего края затылка. Это движение происходит около точки опоры лопасти на stipes нижней челюсти. Ослабление мышцы, сопровождаемое сокращением мышцы—сгибателя, прикре-

пляющегося подвижным концом к основанию дорзомедиальной стенки лопасти (рис. 2, 24_{39}), а неподвижным к затылку сбоку, заставляет лопасть опуститься. При поднятии лопасти происходит выступание медиального конца гребня (края) лопасти над поверхностной пленкой водоема; при опускании лопасти происходит обратное: край

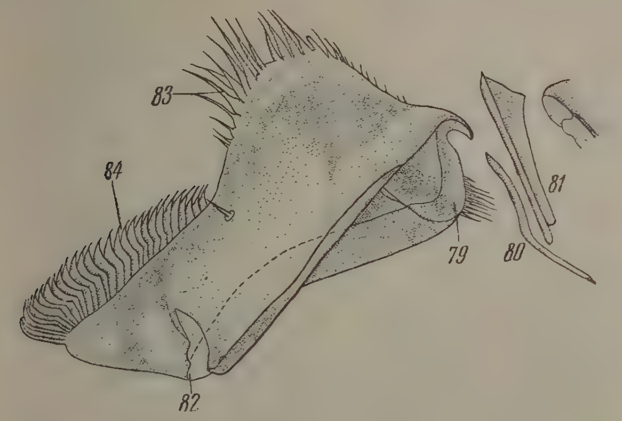


Рис. 27. Нижнечелюстная лопасть с вентральной стороны (снаружи)



Рис. 28. Концевой аппарат правого нижнечелюстного щупальца с дорзальной стороны (обе нижние чешуйки несколько смещены)

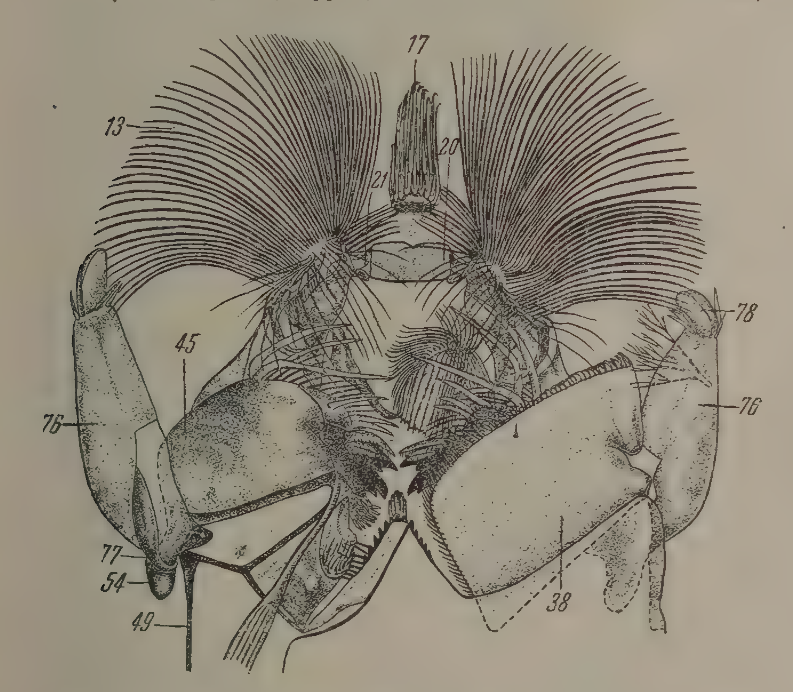


Рис. 29. Передняя часть головы с вентральной стороны (правая нижнечелюстная лопасть удалена)

лопасти более полно погружается под пленку. Латеральная сторона лопасти нижней челюсти имеет два сочленения: ранее упомянутое сочленение, образуемое латеральным концом основания наружной стенки лопасти (рис. 2 и 26_{75}) с передним концом, и второе сочленение—с нижнечелюстным щупальцем по середине длины послед-

него на медиальной ее стороне; в этом последнем сочленении участвует нижний край латеральной стенки лопасти; щупальце соединено с лопастью (рис. 13, 26_{82}) на середине своей длины шарнирным сочленением, ограничивающим их относительное движение: движение может происходить лишь в одной плоскости. С этим движением связана наличность выема (рис. 26, 27, 29) на латеральной стороне лопасти. Приспособления, направляющие центробежный ток воды, находятся на гребне. Этот гребень довольно широк (рис. 30), однако ширина его не всюду равномерная; в общем он сужается к латеральному концу своему. Более широкая медиальная треть гребня несет на поверхности плоские треугольные выросты (рис. 30_{83}), оканчивающиеся волоском и плоскими своими сторонами обращенные дорзально и вентрально. Эта группа выростов значительно выступает над краем лопасти и, смотря по моменту колебательного движения лопасти, выступает над поверхностной пленкой водоема то в большей, то в меньшей степени. Таким образом, движение лопасти не только очищает нижнюю губу покровом щетинок на медиальной поверхности лопасти как щеткой, но в определенный момент увеличивает препятствие для движения выходящего из полости рта тока воды. В результате ток разделяется в данном месте

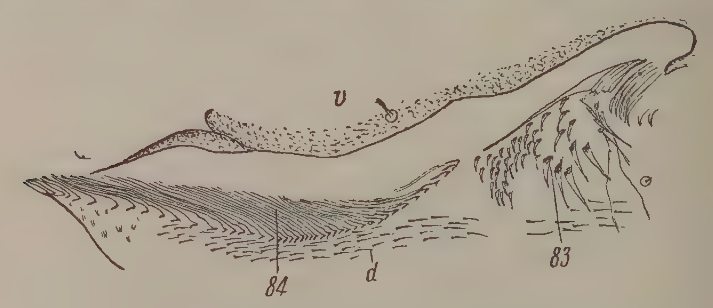


Рис. 30. Гребень нижнечелюстной лопасти с дистальной стороны (спереди)

направляясь частью медиально и назад, частью латерально и назад. Это последнее ответвление тока встречает новое препятствие в виде ряда также листовидных, суженных в волосок выростов, расположенных косо поперек гребня лопасти (рис. 15, 23, 26, 27, 29, 30). Вода поступает в промежутки между листочками, причем по всей ширине наружных двух третей лопасти получает определенное направление. Основание каждого листочка своим вентральным концом продолжается в рельсообразный валик на вентролатеральной поверхности гребня, почему ток воды получает согласное с углублениями между валиками направление; валики все более сворачивают в латеральное направление, выбегая к латеральному концу лопасти (рис. 30_{84}); отсюда и направление центробежного тока в сторону. Имеется, однако, и другое ответвление тока, правда, очень слабое, направляемое от группы плоских волосков медиальной трети лопасти в сторону нижней губы; этот ток воды помогает сносить с зубцов нижней губы частицы, застрявшие на них и не отброшенные нижней губой в сторону глотки. Об этом токе воды свидетельствует подобный же, но слабо развитый аппарат из рельсовидных валиков (рис. 30). Следует еще отметить, что вход к промежуткам между листочками двух латеральных третей гребня лопасти заслонен густым покровом щетинок, особенно богатым в средней трети гребня; преимущественно именно эта группа щетинок и вылавливает мелкие частицы пищи из воды. Кисточкообразные

выросты верхней челюсти, расположенные вентрально от зубьев челюсти, счищают эти частицы в сторону гипофаринкса для дальнейшего направления в глотку.

Строение придатков головы личинки Anopheles, их движение и их взаимоотношение позволят нам создать общую картину движения поверхностного слоя воды в окружности головы личинки: в поверхностной пленке водоема образуются два водоворота; в центре каждого из них расположено по усику, субантеннальной щетинке и нижнечелюстному щупальцу (рис. 31). В образовании этой пары водоворотов участвует весь состав ротового вооружения личинки: в нем прежде всего участвует весь верхнегубной аппарат, т. е. обе верхнегубные кисти (щетки), медиальная лопасть верхней губы и эпифаринкс; этот верхнегубной аппарат, и только он, вызывает движение воды, причем основную роль играют обе верхнегубные кисти, которые своим колебательным движением (рис. 2, 16, 29, 13) спереди и отчасти со сторон привлекают к глоточному отверстию под широким углом поверхностный ток воды; синхроническое колебательное движение медиальной лопасти верхней губы вызывает ток воды в промежутке между двумя сходящимися потоками спереди назад к тому же глоточному отверстию; верхнегубной аппарат сгоняет, таким образом, воду спереди и со сторон, собирая ее у глоточного отверстия. Это накопление воды у отверстия глотки влечет за собой движение воды не только назад, но и в стороны; однако в области челюстного аппарата движение воды строго регулировано; в этой регуляции принимает участие вся совокупность челюстного аппарата. Направляющая роль верхних челюстей сводится к тому, что они своим энергичным сгибанием, т. е. движением к средней линии головы, сдерживают растекание воды в стороны как у отверстия глотки, так и непосредственно позади этого отверстия; разветвление общего тока на две расходящиеся ветви имеет место лишь позади верхнечелюстного аппарата и гипофаринкса, в области нижнечелюстного аппарата: общий медиальный поток встречает у задней границы ротовой полости преграду в виде частей нижней губы и в виде выступающего над уровнем воды пучка плоских поперечно расположенных волосков на соседней с нижней губой части нижнечелюстной лопасти; в образовании двух ветвей тока играет роль и колебательное движение нижней губы вперед, навстречу току. Ток, принявший направление назад и в сторону, растекаясь, находит себе выход из ротовой полости поверх латеральных двух третей нижнечелюстной лопасти там, где она образует седлообразное углубление. Инерция течения воды падает под влиянием трения воды о поверхность лопасти, которое особенно велико по той причине, что гребень лопасти покрыт мельчайшими складочками, пересекающими гребень в косом направлении; эти складочки разбивают поток воды на тончайшие струйки, проходящие в узких промежутках между складочками; этим создается значительное трение тока воды, что особенно снижает быстроту течения и позволяет в дальнейшем значительно изменить направление тока; это изменение направления тока достигается именно тем, что наружный, задний, скат гребня покрыт мельчайшими валиками и бороздками, представляющими продолжение



Рис. 31. Водоворот, вызываемый колебанием кистей и нижнечелюстным аппаратом в поверхностной пленке (сплошные стрелки). Прерывистые стрелки указывают встречный ток воды под поверхностной пленкой

складочек и промежутков между ними на гребне; дугообразно изогнутое направление в сторону этих валиков и бороздок заставляет ток принять направление в сторону в обход нижнечелюстного щупальца; далее ток принимает направление вперед, обходя субантеннальную щетинку и усик со стороны; покидающий ротовую полость ток воды замещает воду, увлекаемую со стороны в ротовую полость верхнегубной кистью; таким образом, это движение вперед поддерживается работой верхнегубной кисти, направляющей ток воды в полость рта. Небольшое ответвление общего тока, направляющегося в ротовой полости назад, проникает между нижней губой и нижнечелюстной лопастью назад. Обойдя усик сзади, направленный в сторону ток включается в центростремительный поток воды к центру челюстного аппарата. Таким образом, движение верхнегубных кистей и преграда у задней границы ротовой полости вызывают два водоворота в поверхностной пленке водоема. Эти водовороты нетрудно наблюдать у фильтрующей поверхности личинки. Такова общая картина движения воды у головы личинки. В водоворот, однако, вовлекаются естественно токи и со стороны окрестных участков водоема; так, по сторонам задней части головы возникает ток, который включается в ток, направленный в обход усика. Упомянутые водовороты помогают личинке использовать пищевые ресурсы некоторого участка поверхности водоема, после чего участок его личинка меняет на другой.

Питание личинки пищей поверхностной пленки сопровождается вылавливанием взвешенных частиц исключительно челюстным аппаратом и препровождением их в глотку частью путем проталкивания в нее частиц, частью актом глотания, который заключается в расширении полости рта и глотки радиальными мышцами; при акте глотания в глотку естественно поступает и вода. Таково значение ротового аппарата личинки Anopheles в образовании двух водоворотов. С образованием двух водоворотов связан второй весьма существенный вопрос: в какой мере используется личинкой пища, приносимая в ротовую полость двумя водоворотами?

Фильтруется вода водоворота не кистями, как склонны предполагать некоторые авторы, а нижнечелюстным аппаратом—нижнечелюстной лопастью и нижней губой; кисти же являются в основном механическим аппаратом, вызывающим водовороты. Измельчения пищи при фильтрации не происходит. Крупные частицы задерживаются у нижнегубных выступов и движением данных выступов и гипофаринкса, а также ловчего аппарата верхних челюстей препровождаются в глубину ротовой полости, а оттуда с помощью двух пучков длинных шипов, проникающих в глотку, в последнюю. Мелкие пищевые частицы задерживаются густым покровом волосков лопасти нижней челюсти в местах фильтрации, а отсюда препровождаются ловчим аппаратом верхних челюстей к глотке. При акте глотания существенную роль должны играть радиальные мышцы, растягивающие небо (рис. 1, 2).

Неподходящие пищевые частицы при фильтрации, как известно, отбрасываются поворотом головы в сторону. Далеко не все пищевые частицы, попавшие на зубья нижней губы, отбрасываются к глотке; весьма часто они не останавливаются зубьями или срываются с них и уплывают в заднем направлении. То же имеет место и с мельчайшими пищевыми частицами. Повидимому, в этом отношении существенен момент, когда пища попадает на ловчий аппарат; пищевая частица, благополучно прорвавшаяся через ловчий аппарат, может, в конце концов, все же быть направленной в глотку. Отсюда следует все же, что ловчий аппарат личинки, несмотря на свое высокое развитие, совершенством далеко не обладает. Ни кисти, ни эпифа-

ринкс в акте вылова пищевых частиц роли не играют; эпифаринкс при участии кистей лишь преграждает путь спереди как крупным, так и мелким пищевым частицам. На основании данных наблюдений можно утверждать, что об использовании коллоидной взвеси (Hinman) поверхностной пленки с помощью ловчего аппарата челюстей говорить не приходится. Но в таком случае, как объяснить результаты опытов с Aëdes aegypti Хинмэна, согласно которым в кратчайший срок за счет коллоидной взвеси получалось развитие яиц до имагинальной фазы? Дело в том, что Хинмэн не дает нам точных протоколов своих опытов: он нам не сообщает, сколько яиц было пущено в опыт, указывая лишь число особей, достигших полного развития, а ведь в этом вся суть (см. Hinman op. cit., p. 256—259); ведь остающиеся в живых особи могли питаться не только коллоидной взвесью, но и телами других погибших личинок. Намек на то, что именно это и имело место, имеется в тексте у Хинмэна. При проведении одного опыта (р. 257) Хинмэн вскрыл кишечник одной личинки и нашел в нем несколько обрывков хитина, которым он приписывает значения экзувия, съеденного личинкой. Но кто поручится, что это именно экзувий данной личинки, а не погибшая личинка той же культуры? И весьма вероятно, что все удачи опытов по вскармливанию коллоидными взвесями личинок Culicidae основаны на недоразумении, что во всех случаях происходило питание за счет своих погибших собратьев. Для требуемого доказательства необходима не только стерильность среды, но и вскармливание особей поодиночке. Для случая личинок Anopheles мы тем более можем сомневаться в способности личинок питаться одной коллоидной взвесью, что их фильтрующий аппарат, аппарат для улова частиц, значительно совершеннее, чем у Aëdes. Таким образом, вопрос о пище и питании личинок Culicidae коллоидной взвесью является вопросом открытым. В виду практического значения, которое может иметь качественный и количественный состав пищи, потребный для личинки, дальнейшие опыты с кормлением личинок и исследование судьбы принятой пищи в средней кишке весьма желательны.

ON THE MECHANISM OF FEEDING IN LARVAE OF ANOPHELES

by E. E. Becker

(From the Laboratory of Entomology, Institute of Zoology, Moscow State University)

Summary

The structure of the head appendages of the larvae of Anopheles, their mutual arrangement and motion offer one the possibility to trace a general picture of the movement of the surface layer of the water surrounding the head of the larvae during the oscillation of brushes, as well as to determine the role of the given appendages in the filtration of water, i. e. in the capture of particles suspended therein. The beating of brushes (Fig. 29_{13}) directed caudad and mesad, induces a water current at an obtuse angle anteriorly to the opening of the pharynx, as to a centre (Fig. 31); the oscillation of maxillae, too, contributes to produce such a direction, while the mandibular palpus and antenna mark the lateral limit of the water current converging towards the pharynx and hypopharynx. The beating of brushes and the oscillation of the jaw apparatus are synchronous. The water current, without entering the

opening of the pharynx, turns towards the labium, both protuberances of which (Figs 18, 50 and 51, 14, 15, 17, 25_{48}, 26_{51}) impede its passage; the same is done by a tuft of flat outgrowths tapering off to form hairs and situated on the medial part of the maxillary lobe. (Figs 15_{38}, 23_{83}, 26, 27, 30_{83}). The given obstacle makes the water current divide into two currents passing obliquely backwards and sidewards above the lateral two thirds of the maxillary lobe (Figs 23, 27), the length of which the comb of the lobe is covered with a row of small transverse folds, the latter being changed towards the outer surface of the lobe into minute bolsters turned sideways (Fig. 30_{84}). Those folds, by breaking the water current into ripples, change its direction and make it deviate; further on, the current of the water, leaving the mouth cavity, becomes once more included in the current of the water entering that cavity. Thus a pair of whirlpools is formed, and in the centre of each of them are the antenna and the maxillary palpus of either side, separating the currents of the incoming and receding water. In the disconnection of the two given parts of the whirlpool an important role is played by the oscillatory movements of the maxillary palpus and, in particular, by those of its tip apparatus composed of scales and spines (Fig. 23_{78}). A part of receding water flows out of the mouth cavity backwards between the protuberances of the labium and the maxillary lobes. The two whirlpools formed help the larvae to collect a considerable part of food particles from a certain portion of the surface of a pond or lake, after which the given portion is changed for another.

The mandibles, maxillary lobes, the labium and hypopharynx participate in catching food from the whirlpool; as to the epipharynx, it serves only to detain the reverse current of water as well as particles suspended therein from flowing out during the spreading of brushes forwards. There occurs no grinding of food, if the larvae feeds at the expense of particles suspended in the surface film, but such must be the case, when food is taken from the surface of plants or the bottom of a pond or lake. In the latter occasion the brushes serve to scrape off food, while the mandibles together with the outgrowths of the hypopharynx are used for its grinding, in which procedure the rasps of mandibles (Figs. 19_{68}, 22_{68}, 21_{68}) are not counterposed to each other, but to the rugosities on the surface of the hypopharynx (Figs. 25, 14_{46}, 15, 17, 18_{46}). Large particles suspended in water are detained by the outgrowths of the labium, being thrown by their movement back into the hypopharynx (Figs. 14, 15, 17, 18), which, together with the teeth on the rasp of mandibles, rejects them to the opening of the pharynx; the hypopharynx and labium are movable by two muscles of the former (part I, Fig. 5_{47}). At the pharyngeal opening (Figs. 14, 14_{40}) the particles are caught up by a tuft of spines (Figs. 19, 20, 21, 23_{66}, 25) and pushed deep into the pharynx. Small food particles are detained by a dense cover of fine bristles on the inner side of the maxillary lobe, being collected therefrom by the catching apparatus on the end of mandibles (Figs. 19, 20, 21, 22, 23). Unsuitable particles are cast aside by a turn of the head. The large particles caught by the teeth of the labium do not get all into the pharynx: many of them are torn off and carried backwards by the water current; similarly a considerable part of minute particles swim away with the current. Thus, the filtering apparatus of the larvae is far from being perfect, which may serve to explain why the latter spends so much time on working off a single portion of the water surface. A very limited quantity of water can penetrate into the pharynx together with food. This fact as well as the imperfect arrangement of the filtering apparatus of the larvae of Anopheles exclude the possibility of its feeding solely upon the colloidal suspension in water.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 5

СЕЙСМОСЕНЗОРНЫЕ КАНАЛЫ СЕЛЬДЕВЫХ

Д. К. Третьяков

Давно известно, что на туловище сельдевых рыб нет боковой линии. Вместе с тем сельдевые — прекрасные пловцы, и у них, казалось бы, боковая линия должна существовать на туловище, как у большинства хорошо плавающих костистых рыб. Очевидно, отсутствие боковой линии на туловище компенсируется специальными особенностями каналов боковой линии, иначе сейсмосензорных каналов на голове. Этим особенностям до сих пор почти не оказывали никакого внимания[1], между тем они отражаются даже и на внешнем виде головы сельдевых рыб.

В описании внешнего вида сельдевых в книге Л. С. Берга (1932) говорится об ясных радиальных полосках на крышечной кости как об общем признаке каспийско-черноморских сельдей рода Caspialosa. Но, кроме таких радиальных канальцев, фигуры сельдей, сопровождающие видовые диагнозы, передают еще какие-то полоски, покрывающие не только крышечную, но и предкрышечную и подглазничные кости. Художник изобразил эти местами ветвящиеся полоски весьма тщательно на фигурах C. tanaica и C. caspia elongata. В тексте диагнозов о полосках нет ни слова.

Я использовал для исследований представителей всех трех имеющихся в Черном море видов сельдей — C. maeotica Grimm, C. tanaica Grimm и C. pontica Eichw., установленных в последнее время Борчеа (1936). Выработанная после различных проб методика состояла в том, что тщательно консервированные крепким спиртом экземпляры подсушивались на воздухе дня 2—3, после чего через один из наиболее заметных после подсушки сейсмосензорных каналов головы производилась инъекция жидкой цветной или черной тушью.

После инъекции голова окончательно высушивается и получается удобный для детального изучения и для хранения сухой препарат. Такой метод применим и для инъекции сейсмосензорных каналов на музейных экземплярах, утративших от долгого сохранения в спирте свою окраску. После высушивания каналы остаются хорошо заметными без последующего исскуственного обесцвечивания кожи.

С помощью инъекции я установил, что упомянутые выше полоски на боковых черепных костях сельди представляют собой необычайно удлиненные, отчасти разветвленные внешние канальцы главных подглазничного и нижнечелюстного сейсмосензорных каналов. Наиболее заметным является подглазничный канал (рис. 1, *I*). Он проходит, сохраняя свою костную стенку, от верхнего заднего края подглазничной костной пластинки вперед до ее переднего края. Его наружная стенка, выступая на поверхности костной пластинки, образует ясный валик. Самый канал не имеет ровного просвета, он состоит из расширенных участков, отграниченных перехватами (рис. 1, *I*). От расширенных участков отходят внешние канальцы, распространяющиеся в плотном слое кожи. В передней узкой части подглаз-

[1] Только сейчас стала для меня доступной статья о сейсмосензорных каналах сардины, которую опубликовал Wohlfahrt в Z. Morph. Ökol. d. Tiere, Bd. 33, H. 3.

ничной костной пластинки канальцы короткие, мало ветвящиеся. Они достигают до нижнего края пластинки и оканчиваются здесь своими очень узкими порами.

Значительно длиннее и более разветвлены канальцы в плотной ткани кожи, покрывающей среднюю, широкую часть подглазничной костной пластинки. Многократно ветвясь, они несут поры и на концах разветвлений, так что вся соответствующая часть поверхности головы (щека) покрыта многочисленными внешними порами.

Нижний из двух внешних канальцев, отходящих от верхнего отдела подглазничного канала, переходит своими канальцевыми ветвями на предкрышечную кость, а верхний достигает до крышечной кости. Особенно же обширную область распространения имеет внешний каналец, направляющийся от верхнего расширения подглаз-

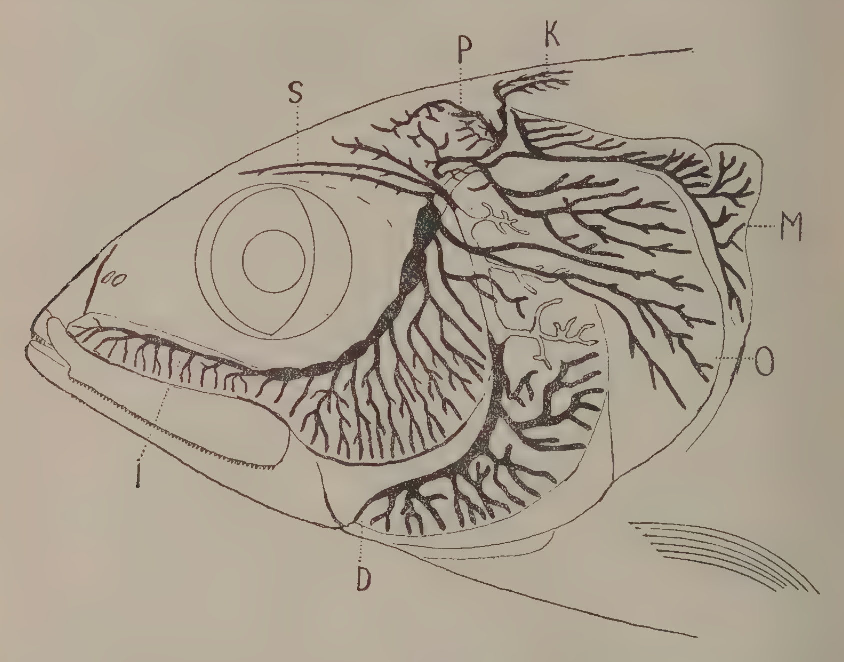


Рис. 1. Сейсмосензорные каналы и канальцы головы Caspialosa pontica. Инъекция тушью, сухой препарат. Увел. в 2 раза. *D* — нижнечелюстной канал; *K* — канальцы площадок за задней границей черепа; *I* — подглазничный канал; *M* — канальцы над супраклейтральной косточкой; *O* — покрышечная кость и канальцы над нею; *P* — канальцы спинной стороны головы; *S* — канальцы постфронтальной площадки

ничного канала на спинную поверхность головы. Он прежде всего посылает два-три неветвящихся, прямых и один верхний разветвленный канальцы. Они тянутся вперед в коже вытянутой треугольной площадки головы, задняя часть которой соответствует постфронтальной кости (рис. 1, *S*).

Загибаясь назад, спинной внешний каналец посылает еще два сильно ветвящихся канальца; они распространяются в коже над височной (рис. 1, *P*) ямкой. Задний каналец проникает еще далее в медиальном направлении и дает концевые разветвления для щитовидных кожных площадок, лежащих за задней границей черепа (рис. 1, *K*, рис. 2, *K*). Входящий сюда каналец образует у переднего края щитка дугу, от которой отходят в свою очередь назад два канальца, снабженные короткими боковыми веточками.

Еще далее назад спинной внешний каналец делится на две свои концевые ветви. Верхняя ветвь проходит в коже, покрывающей посттемпоральную и надклейтральную (supracleithrale) косточки, относящиеся к плечевому поясу (рис. 1, *M*). Здесь в коже над той и другой косточками распространяются сравнительно короткие концевые веточки. Но еще ранее перехода на посттемпоральную кость от верхней ветви отходит к середине спинной стороны каналец, задние веточки которого распространяются в коже над передней частью посттемпоральной косточки.

Нижняя концевая ветвь главного спинного канальца покрывает своими длинными разветвленными концевыми канальцами верхнюю половину крышечной кости (рис. 1, *O*).

Таким образом, система внешних канальцев подглазничного сейсмосензорного канала покрывает собой обширное пространство поверхности головы сельдей, охватывая не только область подглазничной кости, но и значительную часть спинной поверхности заднего отдела головы и три верхних четверти крышечной кости.

К этой системе присоединяется еще система наружных канальцев нижнечелюстного сейсмосензорного канала. Верхний отдел ее покрывается разветвлениями подглазничного канала.

Верхний конец нижнечелюстного канала (рис. 1, *D*) помещается рядом с верхним концом подглазничного канала с его задней стороны. Направляясь вниз дугой по переднему краю предкрышечной кости, он отсылает в пределах последней к ее заднему и нижнему краям внешние канальцы. Они изгибаются и ветвятся, как рога, распределяясь равномерно в плотной ткани, покрывающей костную пластинку. Главный канал включен целиком в костный валик последней. Продолжаясь в нижнюю челюсть, главный канал остается в зубной кости и уже не ветвится, а сообщается с наружной средой многочисленными, расположенными в ряд простыми круглыми порами.

Оба описанных сейсмосензорных канала сообщаются на своих верхних концах с обширной полостью, лежащей уже в стенке черепа, в основании задне-нижнего коленца постфронтальной кости. Ее заднюю стенку составляет pteroticum, а нижнюю prooticum.

Эту полость я буду называть височной камерой сейсмосензорной системы. На мацерированном черепе она имеет вид изогнутого конуса, его верхний конец продолжается в узкий костный канал, переходящий из постфронтальной кости в лобную. Наружный край лобной кости расщеплен на две тонкие узкие пластинки. В утолщенной краевой полоске лобной кости, к которой присоединяются упомянутые пластинки, и тянется указанный выше канал до переднего конца кости. По сравнению с отношениями, найденными мной у ставриды (Третьяков, 1936), я называю этот канал глубоким надглазничным каналом. В средней части края лобной кости он на некотором расстоянии утрачивает свою тонкую верхнюю костную стенку. Здесь и происходит соединение его с системой поверхностных внешних канальцев. Такая система (рис. 2, *A*) состоит из дугообразно тянущегося в плотном слое кожи внешнего канальца, отсылающего к наружному краю лобной кости многочисленные канальцы, большей частью разветвленные на две концевых ветви. Передний конец продольного канальца проходит несколько далее вперед за носовые отверстия, оставаясь на их медиальной стороне. Приблизительно в середине своей длины продольный каналец резко изгибается в медиальную сторону, и от изгиба отходит ветвь с тремя концевыми веточками, распространяющимися в узком центральном участке спинной вытянутоовальной площадки головы. Кроме этого участка, разветвления продольного канальца наполняют краевую полосу указанной площадки.

В сущности, у сельди вся поверхность головы, кроме челюстей, покрыта сложной системой внешних канальцев, большей частью удлиненных и многократно разветвленных. Вместе с тем кожа той же территории головы, присоединяя к ней еще нижнюю сторону нижней челюсти, пронизана большим количеством пор, сообщающих канальцы и каналы с внешней средой. Колебания последней распадаются в силу означенного устройства на множество очень ослабленных колебаний, действующих на невромасты главных сейсмосензорных каналов уже не своей силой, а своим количеством.

Я основывался в описании главным образом на системе сейсмосензорных каналов у Caspialosa pontica, чаще всего встречающейся в Одесском заливе, но и для двух остальных видов черноморских сельдей сохраняется в основном тот же план. У азовского пузанка (C. tanaica) распространение внешних канальцев на передней узкой части подглазничной кости заметно хорошо и без инъекции в силу того, что в их наружной стенке скопляются темные пигментные клетки. Иногда это бывает и на широкой средней

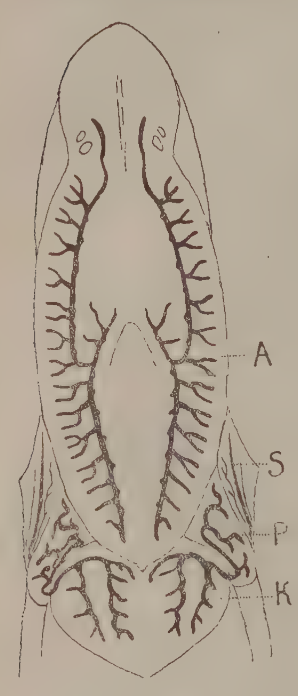


Рис. 2. Сейсмосензорные каналы и канальцы спинной поверхности головы C. pontica. Увел. в 2 раза. *A*—надглазничный канал в месте его соединения с глубоким постфронтальным каналом и его камерой; *K* — канальцы площадок у задней границы черепа; *P*—канальцы спинной стороны головы; *S*—канальцы постфронтальной площадки

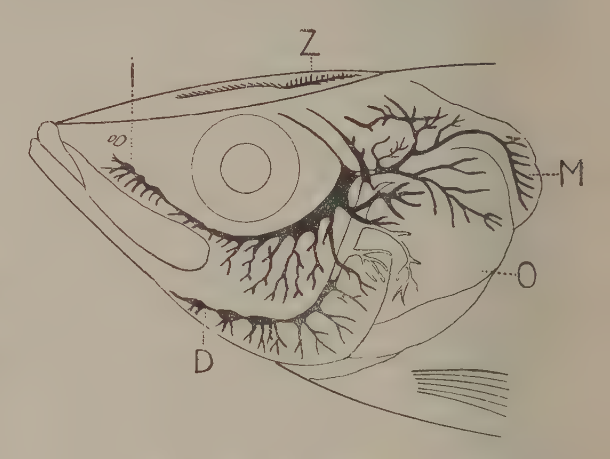


Рис. 3. Сейсмосензорные каналы и канальцы боковой и спинной поверхности головы сардельки. Harengula delicatula. Техника, как и препарата рис. 1. Увел. в 3 раза. *D* — нижнечелюстной канал; *I* — подглазничный канал; *M* — канальцы над супраклейтральной косточкой; *Z* — надглазничный канал

части подглазничной кости, но уже не столько у названного вида, как у C. maeotica. Вообще же вся система внешних канальцев вместе с главными подглазничным и предкрышечным участком нижнечелюстного ясно выступает и без инъекции на осторожно высушенных после обработки спиртом черноморских сельдях.

Такой же общий план системы сейсмосензорных каналов и их внешних канальцев сохраняется у мелких черноморских сельдевых— сардельки (H. delicatula Nordm.) и тюльки (H. cultriventris).

Отклонения от плана, свойственного сельдям, зависят от несколько иной конфигурации костей, кожа над которыми вмещает в себе внешние канальцы.

Тем не менее система надглазничного канала у сардельки и тюльки состоит из поверхностного и глубокого каналов, последний выходит из височной камеры. С ней же сообщаются подглазничный и нижнечелюстной каналы, отсылающие от себя удлиненные внешние канальцы.

Поверхностная часть надглазничного канала (рис. 3, *Z*) у сардельки относительно короче, чем у сельдей, и не достигает области носовых отверстий.

Резкий изгиб канала приблизительно в середине его длины делит весь поверхностный канал на его переднюю и заднюю части. Задняя часть несколько шире передней, но обе они отсылают в латеральную сторону короткие, неветвящиеся внешние канальцы с порами. Канальцы передней части направлены косо вперед, а задней части перпендикулярны к направлению канала. Еще более короткие внешние канальцы в незначительном числе имеются и на медиальной стороне заднего конца задней части.

На месте указанного изгиба поверхностный надглазничный канал соединяется с глубоким, идущим в наружном крае лобной части так же, как и у сельдей. В наружном ребре постфронтальной кости глубокий канал продолжается до перехода в височную камеру.

Подглазничный канал в его заднем отделе весь значительно расширен, но не обнаруживает отдельных расширений, наоборот, они очень хорошо заметны в отделе, помещающемся в передней подглазничной кости (рис. 3, *I*). Задний отдел посылает вниз не более шести разветвленных и удлиненных канальцев, из них самый задний переходит над нижнечелюстным каналом на предкрышечную кость. Короткие внешние канальцы переднего отдела разветвляются лишь в группах, отходящих от переднего конца отдела.

Кроме указанных внешних канальцев, задний отдел подглазничного канала посылает заднюю мощную ветвь, скоро дающую два разветвления. Они, перекрещиваясь с нижнечелюстным каналом, переходят на поверхность жаберной покрышки (рис. 3, *O*), где и дают удлиненные внешние канальцы.

Еще более мощная задняя, надкрышечная ветвь отходит от верхнего конца подглазничного канала. Она дает комплекс внешних канальцев, вмещенный в коже верхней половины жаберной покрышки.

На спинную сторону направляется значительно меньший комплекс внешних канальцев. Он распространяется в нижней части площадки, соответствующей посттемпоральной кости. Наконец, из двух концевых ветвей одна направляется, загибаясь вперед, на верхнюю половину постфронтальной площадки и отсылает на своем пути удлиненные и ветвящиеся внешние канальцы. Другая концевая ветвь направляется, огибая верхний край жаберного отверстия, назад к коже, покрывающей посттемпоральную и надклейтральную косточки. На указанных косточках размещаются внешние канальцы, которые достигают заднего края их, где и оканчиваются порами (рис. 3, *M*).

Наконец, от верхнего конца подглазничного канала отходит узкий, неветвящийся, но длинный внешний каналец, направляющийся вперед к верхнему краю глазницы.

Подобный же канал, но с парой боковых веточек отходит от верхнего конца нижнечелюстного канала, он направляется вперед, к верхнему краю глазницы, тянется параллельно с предшествующим, имеет несколько бóльшую ширину и посылает пару боковых веточек назад и вверх. От места отхождения описываемого канала нижнечелюстной канал спускается по переднему краю предкрышечной

кости, посылая к ее заднему и нижнему краям внешние канальцы.

Эти канальцы значительно разветвлены (рис. 3) и на верхней части предкрышечной кости размещаются между разветвлениями внешних канальцев, принадлежащих подглазничному каналу. Ниже последнего из таких канальцев канальцы нижнечелюстного канала обнаруживают очень равномерное распределение своих разветвлений до нижнего угла кости.

Горизонтальный отдел нижнечелюстного канала на передней части предкрышечной кости состоит из трех расширенных участков, соединенных между собой узкими перемычками. От расширенных участков отходят вниз короткие внешние канальцы, большей частью распадающиеся на две расходящиеся концевые веточки (рис. 3, *D*). Проникая на нижний край зубной кости, нижнечелюстной канал тянется без разветвлений до ее переднего конца.

Более существенные отличия я констатирую у анчоуса (хамсы, Engraulis encrasicolus L.).

С одной стороны, они представляют собой дальнейшее усложнение системы внешних канальцев, а с другой — зависят от особенностей устройства переднего отдела головы и черепа. Голова образует выступающее над ртом рыло, его внутренней опорой является значительный по относительным размерам мезэтмоидальный хрящ (рис. 4, *E*). Хрящ покрыт тонкой костной пленкой, она образует на спинной стороне хряща костный киль, который на заднем своем конце соединяется с килем лобных костей, на переднем — с небольшим килем сросшихся в одно целое передчелюстных костей.

К боковой поверхности указанной костной пленки прикрепляется небольшая боковая этмоидальная косточка. Она покрывает медиальную и ростральную поверхности носовой хрящевой капсулы. Сквозь медиальную пластинку боковой этмоидальной кости проходит в капсулу обонятельный нерв. Нижняя сторона мезэтмоида опирается на передний конец парабазальной кости и сошника, а в латеральной части еще и на передний конец небной дуги.

Парабазальная кость выгнута дугой, концентрично с нижним краем орбиты. Она вместе с лобными костями составляет обе эластических балки, соединяющие мезэтмоид с остальным черепом. Край орбиты окаймлен полукольцом из очень тонкой косточки, не сохраняющей у взрослой рыбы никакого следа происхождения ее из отдельных окологлазничных косточек. Верхняя надглазничная часть этой костной пластинки тянется, как узкая кайма, по наружному краю лобной кости, прикрепляясь к последней почти под прямым углом.

За задним краем орбиты окологлазничная кость значительно расширяется и с внутренней стороны подстилается гуаниновым слоем.

Благодаря серебристому тону последнего эта часть окологлазничной кости хорошо заметна сквозь шкуру, остающуюся здесь непигментированной. Имея приблизительно треугольную форму, она заслуживает названия щечной пластинки. От ее переднего конца отходит уже узкая костная полоска, ограничивающая нижний орбитальный край.

Вытянутое кольцо окологлазничной кости замыкается спереди тонкой треугольной предлобной косточкой. С нею связываются заметными швами и верхняя и нижняя окологлазничные пластинки, немного расширяющиеся к своим концам.

Пластинка предлобной косточки покрывает латеральную сторону носовой капсулы и спускается вниз, до верхнечелюстных костей.

На спинной стороне черепа, образованной лобными костями, расположены направо и налево от киля два широких желобка.

Над каждым желобком проходят два тонких костных мостика, один в середине длины желобка, другой же над его передней поло-

виной. Часть лобной кости, лежащая перед передним мостиком, значительно суживается и покрывается очень тонкой носовой костью. Последняя имеет вид желобка, края которого не выступают за края лобной кости.

Нижняя часть мезэтмоидального хряща значительно расширяется и посылает в стороны отростки, превращающиеся в утолщенные костные пластинки. К этим пластинкам присоединяются нижне-задние части предлобных косточек и вместе с ними образуют переднюю орбитальную стенку. Таковы особенности переднего отдела черепа анчоуса, в заднем же отделе сохраняются те же основные черты, что и в черепе сельдей.

Кроме носовых ямок с их хрящевыми и костными стенками, рыло анчоуса вмещает в себе передние отделы надглазничного и подглазничного сейсмосензорных каналов.

Они соединяются друг с другом и впереди и назад от носовой капсулы, образуя один комплекс каналов, который можно назвать ростральным сейсмосензорным органом (рис. 4).

Хрящевая носовая стенка посылает вперед два отростка, верхний и нижний. Они проходят по наружной стенке рострального органа, деля полость его на три этажа. Но на переднем конце органа имеется значительное расширение верхнего этажа (*M*), в котором помещается носовая капсула (*N*, *H*). Разрез задел лобные кости (*F*) и впереди их киль мезэтмоида. По бокам мезэтмоидального киля располагаются лимфатические синусы.

На поперечном фронтальном разрезе в области носовых капсул (рис. 5) последние уже совершенно отделяют верхний этаж (*N*) от среднего (*T*). Около мезэтмоидального киля имеются еще лимфатические синусы (*L*). Средний этаж отделяется от нижнего (*P*) хрящевым валиком. Особенно следует подчеркнуть положение невромаста (второго по порядку от переднего конца) в верхнем этаже, а именно он помещается не на дне и не на медиальной его стенке, а на латеральной, которая является одновременно стенкой носовой ямки. Кроме того, от верхнего этажа тонкой поперечной стенкой отделяется горизонтальный его участок (*K*), который уже и открывается наружу внешним канальцем.

Назад от носовой ямки хрящевой валик, отделяющий средний этаж рострального органа от нижнего, заменяется двумя тонкими соединительнотканными стенками так, что вместо среднего и нижнего этажей получается три лежащих одна над другой полости.

Структура органа усложняется проходящей здесь же нижней частью предлобной косточки. Против заднего ее края нижний этаж несколько расширяется и покрывается на своей задней стенке невромастом, который лежит почти фронтально.

Еще далее назад средний этаж исчезает, верхний и нижний соединяются друг с другом вертикальным каналом и этим собственно заканчивается ростральный орган. Он составляется из довольно сложной системы связанных между собой полостей (этажей), которые снабжены значительным числом невромастов. Все невромасты имеют ясно выраженные куполы, сохраняющие волокнистую структуру. Их волокна представляют собой длинные отростки чувствительных клеток невромаста, проходящие сквозь студенистую массу купола.

В этом отношении невромасты сельдевых повторяют те особенности строения купола, которые в свое время были отмечены еще Эмери в 1880 г. у Fierasfer и недавно Жераром (1936) у слепого вида карповых рыб Coecobarbus Geertsi из подземных источников области нижнего Конго.

Полости рострального органа сообщаются с внешней средой довольно многочисленными короткими внешними канальцами, которые

проходят сквозь кожу и открываются на ее поверхности узкими порами. Такими порами усеяна в сущности вся кожа, покрывающая ростральный орган. Своими короткими внешними канальцами ростральный орган отличается от всей системы сейсмосензорных каналов, лежащих в последующей области головы. Остается лишь средний этаж, так как хрящевые отростки, образовавшие валики наружной стенки, прирастают к внутренней стенке. Отграниченный таким образом от среднего нижний этаж быстро суживается и переходит во внешний выводной каналец. Верхний же этаж, вмещающий после отделения от среднего самый передний невромаст, так же суживается впереди от него и заканчивается

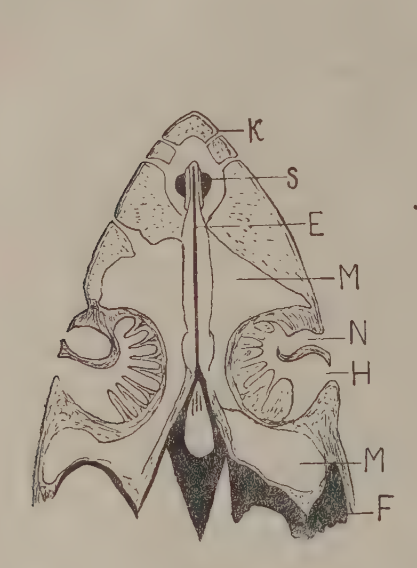


Рис. 4. Сейсмосензорные каналы и канальцы переднего отдела головы анчоуса, Eugraulis encrasicolus. Горизонтальный разрез. Увел. в 12 раз. *E* — киль мозэтмоида; *F* — лобная кость; *H* — задненосовое отверстие; *K* — внешний каналец; *M*—верхний этаж рострального органа; *N* — переднее носовое отверстие; *S* — купол невромаста

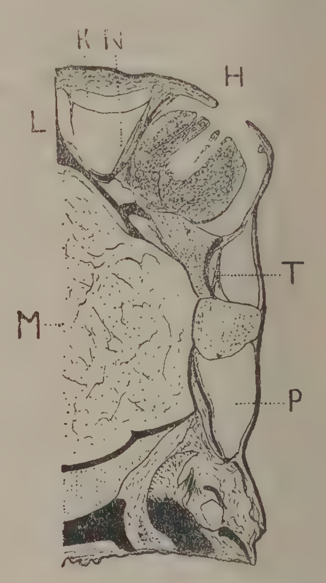


Рис. 5. Носовая полость и сейсмосензорные каналы переднего отдела головы анчоуса. Фронтальный разрез. Увел. в 12 раз. *H* — носовое отверстие; *K*—верхний участок верхнего этажа рострального органа; *L*—лимфатический синус около лобного киля; *M* — мозэтмоидальный хрящ; *N* — невромаст верхнего этажа полостей рострального органа; *P* — нижний этаж; *T* — невромаст в среднем этаже рострального органа

внешним канальцем, но еще ранее правый канал соединяется с левым (рис. 4). В среднем этаже помещаются два невромаста, один над другим.

На горизонтальном разрезе верхней части рострального органа (рис. 4) можно видеть сообщение его правого и левого верхних этажей и внешние канальцы (*K*), проходящие поперек кожи. На невромастах сохранились их куполы (*S*), подобные куполам на гребешках в ампулах полукружных каналов уха. Латеральный надглазничный канал в своей передней части не имеет внешних канальцев, они появляются с латеральной стороны уже в среднем отделе верх-

него края глазницы и почти в середине этого отдела самый канал превращается в сеть внешних канальцев; она заполняет глубокий слой кожи в треугольнике, ограниченном краем лобной кости, верхне-задней четвертью глазничного края и задней границей черепа.

Нижний этаж рострального органа (рис. 6, *T*) продолжается в подглазничный сейсмосензорный канал (рис. 6, *I*). Он, несколько суживаясь, проходит за середину нижнего края глазницы, не образуя внешних канальцев. Загибаясь же соответственно задне-нижней четверти глазничного края, канал соединяется с двумя сетями внешних канальцев. Нижняя сеть имеет форму треугольника, заполняющего пространство между нижне-задним краем глазницы, верхним краем верхнечелюстной кости и предкрышечною костью (рис. 6, *B*).

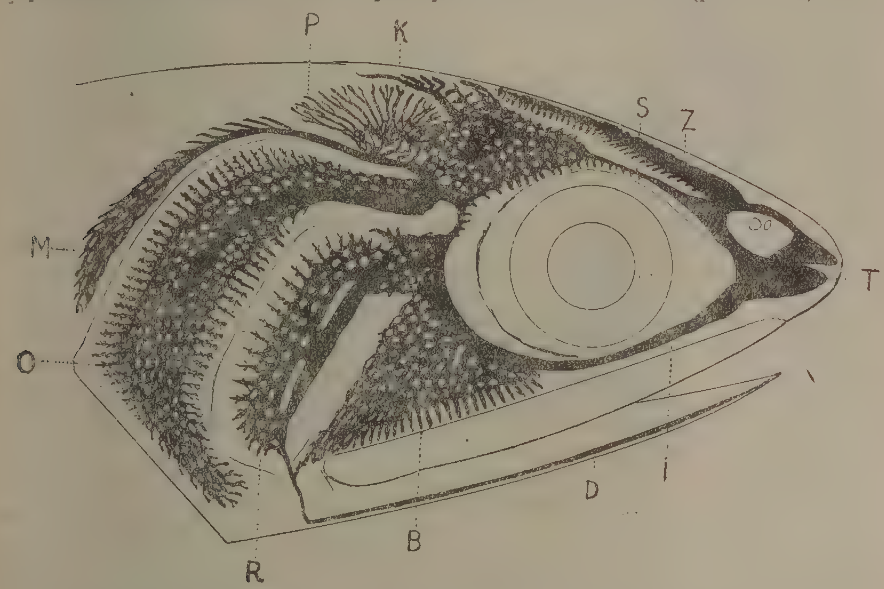


Рис. 6. Сейсмосензорные каналы и канальцы боковой поверхности головы анчоуса. Техника, как и препарата рис. 1. Увел. в 5 раз. *B* — надчелюстная сеть внешних канальцев, выше ее помещается щечная сеть; *D* — нижнечелюстной канал; *I* — подглазничный канал; *K* — канальцы площадок за задней границей черепа; *M* — канальцы над супраклейтральной косточкой; *O* — сеть канальцев над покрышечной костью; *P* — канальцы на задней спинной поверхности головы; *R* — сеть канальцев над предкрышечной костью; *T* — полости рострального органа; *S* — латеральный надглазничный канал; *Z* — медиальный надглазничный канал

От нижнего края надчелюстной сети отходят неветвящиеся внешние канальцы. Задне-верхний край сети бывает почти совершенно изолирован от нижнечелюстного сейсмосензорного канала, соединяясь с ним только одним-двумя канальцами, отходящими от заднего угла сети. В других случаях надчелюстная сеть внешних канальцев простирается до предкрышечного отдела нижнечелюстного канала и соединяется с ним в нескольких местах.

Верхний этаж рострального органа переходит в надглазничный канал (рис. 6), который сейчас уже делится на два: латеральный (*S*) и медиальный (*Z*). Перегородка появляется на спинной стороне их общего участка, но она спускается быстро вниз и соединяется с дном канала. Больший по своему поперечному размеру медиальный канал сохраняет в себе невромасты и лежит в желобке верхней стороны лобной кости (*Z*). Дно канала поддерживается с медиальной стороны сначала носовой костью, а затем просто лобной костью.

Большая передняя часть (рис. 7) медиального надглазничного канала представляет собой широкую полость, прикрытую сверху кожей, и лишь в двух местах, где есть упомянутые выше костные мостики, они включены в глубокий слой кожи. По своим краям полость снабжена порами, к которым на латеральном крае ведут короткие канальцы, но, кроме них, имеются еще более короткие канальцы с порами и в верхней стенке канала. На заднем конце своем передняя часть постепенно суживается, ее латеральные внешние канальцы удлиняются и делаются разветвленными. Задняя же часть полости вообще приобретает вид узкого канала с неразветвленными внешними канальцами, короткими на медиальном, удлиненными на латеральном крае. Вся система надглазничного медиального канала совершенно изолирована от систем надглазничного и нижнечелюстного каналов (рис. 6).

Другая, меньшая, щечная сеть внешних канальцев заметна лишь в первом случае, когда надчелюстная сеть не достигает до нижнечелюстного сейсмосензорного канала. Тогда щечная сеть, имеющая форму пятиугольника, соединяет подглазничный канал с верхним концом нижнечелюстного и его сетью. От верхнего же конца подглазничного канала отходит дугообразный канал вверх, посылая вперед короткие внешние канальцы и соединяясь, в конце концов, с височной сетью. Кроме того, она на своем заднем конце соединяется с сетью внешних канальцев покрышки. Все канальцы вышеописанных сетей распределяются в глубоком кожном слое.

Предкрышечная часть нижнечелюстного канала (рис. 6, *R*) проходит уже в костном канале, выступающем в виде валика на наружной поверхности костной пластинки. Но эта часть нижнечелюстного канала, соединяющаяся с щечной сетью, посылает в свою очередь назад очень вариирующее число канальцев, образующих в глубоком слое кожи предкрышечную сеть с тремя рядами ее петель. На заднем крае сети от нее отходят отдельные ветвящиеся внешние канальцы, они не достигают до заднего края предкрышечной кости.

На нижнем переднем углу этой кости нижнечелюстной канал суживается, принимает веточку от надчелюстной сети и, спускаясь до нижнего края нижней челюсти, поворачивает под прямым углом вперед, входит в зубную кость и продолжается в ней до ее переднего конца, как зубной отдел нижнечелюстного канала (рис. 6, *D*).

От теменной сети внешних канальцев отходят два более широких и длинных канальца. Нижний проходит в глубоком слое кожи по средней линии покрышечной кости, посылая сначала вверх, потом вперед и назад многочисленные канальцы, образующие покрышечную сеть. Главный каналец ее достигает почти середины длины кости, он теряется окончательно в сети канальцев, опускающейся до нижнего угла покрышки. От переднего и от заднего краев сети отходят отдельные, разветвленные, как она, канальцы.

Таким образом составляется покрышечная сеть внешних канальцев (рис. 6, *O*).

Верхний из обоих канальцев, отходящих от теменной сети, проходит в коже над верхним краем покрышки, посылая сначала довольно длинные и слабо ветвящиеся внешние канальцы. Они распространяются в кожных площадках, примыкающих к задней границе черепа (рис. 6, *P*). Продолжение главного канальца тянется назад уже не ветвясь до посттемпоральной и супраклейтральной костей и в коже над этими костями распадается на короткие внешние канальцы. Посттемпоральные канальцы не образуют сети, а постклейтральные сливаются сначала в сеть, от заднего края которой отходят уже отдельные концевые канальцы (рис. 6, *M*).

В результате описанного распределения внешних канальцев сей-

смосензорной системы у анчоуса вся поверхность головы оказывается покрытой густыми сетями, состоящими из внешних канальцев. Порами оканчиваются не только отдельные концевые канальцы сетей с их разветвлениями, но поры имеются и на участках канальцев, образующих сети (рис. 7). Всюду, где есть сети внешних канальцев, кожа головы пронизана их порами (рис. 8). Так как поры имеются и в верхней стенке надглазничных каналов и их разветвлений, то в сущности решительно вся поверхность головы анчоуса покрыта порами сейсмосензорной системы. Напомню, что и поверхность предглазничного участка головы покрыта порами рострального органа. Сравнительно мало пор имеет зубной отдел нижнечелюстного канала.

Невромасты помещаются только в главных каналах — надглазничном, подглазничном и нижнечелюстном. Намеченный у сельдей способ разложения внешних колебаний на многочисленные мелкие колебания, проникающие в поры удлиненных внешних канальцев, у анчоуса достигает своего максимального развития.

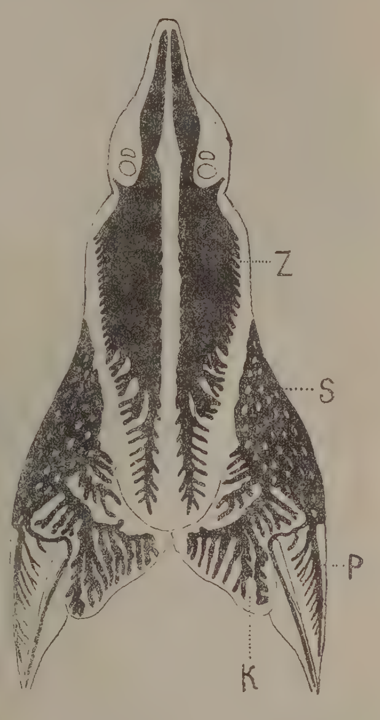


Рис. 7. Сейсмосензорные каналы и канальцы спинной стороны головы анчоуса. Техника, как рис. 1. Увел. в 7 раз. K — канальцы площадок за задней границей черепа; P — канальцы задней спинной поверхности головы; S — теменная сеть канальцев; Z — медиальный надглазничный канал

В заключение необходимо еще раз коснуться такого специфического для всех рассмотренных сельдевых рыб образования, как височная камера. По топографическим своим признакам она является расширенным задним участком глубокого надглазничного канала сейсмосензорной системы, но если вскрыть наружную стенку камеры на мацерированном черепе сельди или анчоуса, то она оказывается продолжающейся в обширную полость, которая проникает глубоко в горизонтальном направлении в основании черепа. На ее дне замечается плоский круглый бугорок—верхняя стенка нижней буллы, костной камеры, считающейся после работ Вебера (1820) и Гассе (1873) вместилищем отростка плавательного пузыря. Над бугорком медиальная часть полости заполнена очень рыхлой соединительной тканью, а латеральная и составляет посттемпоральную височную камеру. Ее внутренняя эпителиальная стенка ограничивает непосредственно (рис. 9) упомянутую рыхлую ткань. Нигде на стенке самой камеры не замечается невромастов. Один невромаст помещается регулярно на задней стенке короткого протока, ведущего из камеры в верхние концы подглазничного и нижнечелюстного сейсмосензорных каналов.

Отсутствие невромастов в самой камере говорит, очевидно, за то, что она имеет значение запасного резервуара для воды, наполняющей всю систему каналов и внешних канальцев головы. Рыхлая ткань, выполняющая все пространство между костной стенкой камеры и слоем эпителия, может играть роль буфера при чрезмерных растяжениях эпителиальной стенки, когда сумма колебаний, проникающих сквозь бесчисленные поры внешних канальцев головы, достигает максимума. Нужно заметить, что рыхлая ткань очень богата

лимфой, в которой тянутся лишь редкие клеточноволокнистые тяжи, нервные волокна и кровеносные сосуды. Только под эпителием коллагенные волокна сплетаются в тонкую и сплошную пограничную пленку. От внутренних полостей и каналов лабиринта уха височная камера изолирована их костными стенками и, повидимому, не имеет с ними ни морфологических, ни функциональных отношений.

У анчоуса и сардельки височная камера имеет относительно бо́льшие размеры, чем у сельдей.

Максимальное развитие сетчатой системы внешних канальцев у анчоуса свидетельствует, по моему мнению, о том, что связанное с ним колоссальное увеличение количества их внешних пор обеспечивает высокую точность восприятия внешних колебаний.

На этом основании становится понятным смысл значительного удлинения и разветвленности внешних канальцев у

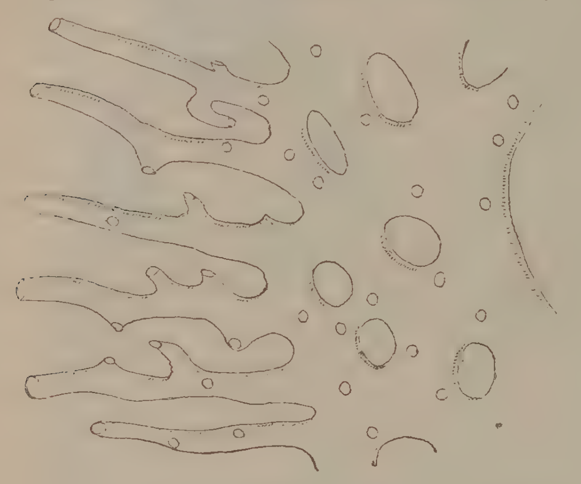


Рис. 8. Часть предкрышечной сети с выступающими из нее канальцами и поры по ходу канальцев и на их концах. По сухому препарату. Увел. в 20 раз

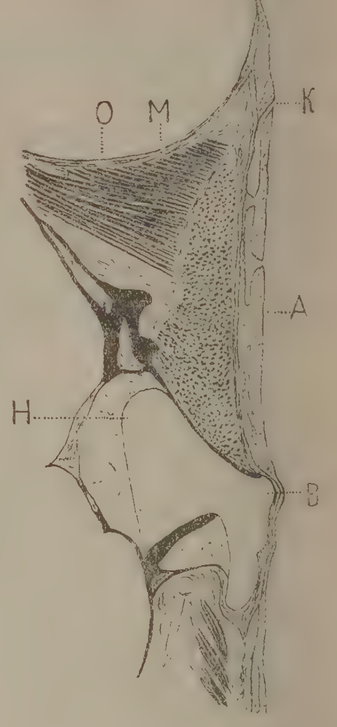


Рис. 9. Височная камера анчоуса. Горизонтальный разрез головы. Увел. в 12 раз. *A*—кожа с канальцами щечной сети; *B*—подглазничный сейсмосензорный канал; *H*—височная камера; *K* — пора внешнего канальца; *M*—мускул; *O* — задняя орбитальная стенка

прочих изученных мной сельдевых, так как эти свойства канальцев тоже ведут к увеличению числа внешних пор. Развитие же особого рострального органа у анчоуса, воспринимающего прежде всего колебания от энергичных токов воды, рассекаемой рылом, говорит в пользу особенно важного значения всей сейсмосензорной системы каналов в жизни анчоуса.

Высокое морфологическое совершенство этой системы у сельдевых вообще устранило необходимость развития боковой линии туловища, она оказалась излишней и в ходе эволюции сельдевых исчезла.

SEISMOSENSORY CANALS ON THE HEAD OF THE CLUPEIDAE

D. Tretyakov (Odessa)

The absence of the canal and of the seismosensory organs of the lateral line in the trunk region of clupeid fishes is compensated by an especially well marked development of such canals and organs on the head of these fishes. In the herring species of the Black Sea of the genus Caspialosa the external canaliculi, by which the infraorbital and the preopercular part of the mandibular seismosensory canals communicates with the environment, are elongated and branched and that is why the number of their external pores is considerably increased. The main canals have their own bony wall while the external canaliculi spread in the deep layer of the skin. In their course they extend not only throughout the skin above the bones which are traversed by the main canals and the elongate external canaliculi, which come off from the infraorbital canal, but pass over from the preopercular to the opercular bone (figure 1). Exceedingly complicated, however, are the ramifications of the dorsal external canaliculus, which comes off from the upper end of the infraorbital canal. Its branches spread not only within the skin of the postorbital and occipital part of the head, but extend all the way to the skin that covers the posttemporal and the supracleithral bones (figure 1, *M*).

The supraorbital canal consists of a superficial and a deep part. The superficial part passes through the skin on the dorsal area of the head which covers the frontal bone (figure 2, *Z*). This is essentially one very long external canaliculus which in its turn gives off short and branching terminal canaliculi mainly on the lateral side. In its middle part the oblong external canaliculus bends sharply and here it is joined by the deep part of the supraorbital canal. The latter passes from the anterior and of the frontal bone in the thickening of its supraorbital margin and continues into the postfrontal bone in which it arches downwards. The lower part of the postfrontal canal gradually widens to form a postfrontal chamber into which run also the infraorbital and the mandibular canal. The chamber is located in a special cavity at the base of the skull, taking up its lateral part while its median part is filled with very loose connective tissue. The postfrontal chamber apparently serves the purpose of a reserve space that lowers every increase of water pressure on the delicate walls of the canaliculi. The postfrontal bone forms only the anterior and the lateral wall of the chamber, while the posterior and the median wall are formed by the pteroticum and the bottom by the prooticum.

Essentially the same features are noted in the scheme of distribution of the canals and canaliculi in the species of Harengula (H. delicatula and H. cultriventris), though they appear somewhat simplified on the dorsal surface of the head (figure 3, *Z*). The superficial supraorbital canaliculus is narrow, it does not reach the transverse section of the head in the region of the nasal apertures and gives off only unbranched short terminal canaliculi. Less complicated is also the ramification of external canaliculi in the postorbital and occipital regions of the head. Here, however, they extend to those parts of the skin that cover the posttemporal and the supracleithral bones.

Rather complicated is the system of external canaliculi in the anchovy (Engraulis encrasicolus). Here it has the appearance of dense nets of canaliculi, provided with very narrow, but rather numerous pores not only on the terminal branchlets of the canaliculi, but all over the nets (figure 4). In the anchovy the nets of the external canaliculi cover all of the opercular and preopercular bone and the region between the anterior margin of the latter and the infra-posterior margin of the orbit (figure 4) and also the postorbital area between the supra-posterior orbi-

tal margin and the outer ridge of the postfrontal bone. In the occipital region of the head and also on the postorbital bone the external canaliculi ramify without forming nets, while on the supracleithral bone they again unite to form an oblong net (figure 4, *M*). All of these nets belong to the subocular and the mandibular division of the seismosensory canals. Passing through the plates of the corresponding bone, they have a bony wall of their own, while the canaliculi of the nets are distributed in the deep fibrous layer of the skin. Both main canals, the infraorbital and the mandibular, come out of the postfrontal chamber, which gives off also the supraorbital canal. The latter runs upwards and rostralwards in the outer ridge of the postfrontal chamber, describing in its course a bow-shaped line, and on reaching the external surface of the frontal bone, it forms a wide external canal which at two points only is covered by narrow bony little bridges. In the remaining, rather large, area the external supraorbital canal is covered by skin only into which it sends off short external canaliculi (figure 5, *Z*) with pores.

The net of external canaliculi that covers the postorbital area on the superior orbital margin of the head is reduced to a narrow canal (figure 4, *S*), which runs forwards and unites with the external supraorbital canal in front of the orbita. A passage thus results which leads medially from the nasal capsule to a peculiar system of rostral cavities which I shall henceforth term the rostral organ. In its lower part it unites by means of a like narrow canal with the infraorbital system of external canaliculi. Anteriorly from the nasal capsule the rostral organ consists of three cavities, one above the other, which contain neuromasts on their median walls. However, one of the neuromasts is in the region of the nasal capsule noted on the lateral wall of the canal (figure 7). The superior cavities of the right and left side communicate with one another by means of a transverse duct which is situated anteriorly from the anteriormost superior neuromasts (figure 6).

It must be said that no matter how complicated may be the systems of external canaliculi in the fishes sofar described, the neuromasts are found only in the main canals which have a bony wall, while there are no neuromasts in the external canaliculi. Generally speaking, it may be said that the number of neuromasts in all main canals of the head in Clupeids does not exceed the number typical for teleost fishes. In the anchovy, however, the greater part of the neuromasts are concentrated in the rostral organ. In this fish the external canals are straight and do not form a net. They are so numerous that their pores cover the surface of the anchovy's mouth almost as densely, as do the pores of the canaliculi of the nets — the remaining part of the head.

Concluding we may note that the neuromasts in the Clupeidae of the Black Sea are provided with cupulae, consisting of several layers of a distinctly jelly-like substance. Into the cupula enter the long, delicate, hairs of the seismosensory cells of the neuromast. These hairs pass strictly parallel to one another through the jelly-like substance of the cupula to its free surface.

All of the specific features of the seismosensory canals in the head of clupeid fishes described above give reason to think that all vibrations of the water that penetrate into the canals through their external canaliculi and pores, are transformed into vibrations of the same low tension. On the other hand, the results of physiological investigations of the system of neuromasts in fishes have shown that it is just the vibrations of low tension that are perceived by them. In the clupeid fishes, however, the lowered tension of the vibrations is compensated by the increase of the number of single waves, which are due to the numerous pores and which act on the sensory cells through the cupulae.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 5

ОПЫТЫ ПО ИЗУЧЕНИЮ БИОЛОГИИ И ПИТАНИЯ БОЛЬШОЙ СИНИЦЫ (PARUS MAJOR L.) В ГНЕЗДОВЫЙ ПЕРИОД

А. Н. Промптов и Е. В. Лукина

Из кафедры биологии II московского мединститута

Авторы в течение ряда лет ведут на лесном опытном участке в Ленинградской области детальные наблюдения над различными видами синиц (Paridae), изучая методом кольцевания их оседлость (6), стайность и сезонную биологию. Наиболее распространенный вид синиц большая синица (Parus major L.) был взят под особое внимательное наблюдение. Во время гнездования птиц в природных условиях оказалось возможным вести наблюдения внутри скворечника и отбирать у родителей корм, который они приносили птенцам, а также проводить с ними некоторые опыты.

I. МЕТОДИКА РАБОТЫ

Еще около 15 лет назад один из авторов проводил наблюдения над гнездованием больших синиц в скворечнике, повешенном снаружи чердачного слухового окна (3). Задняя стенка у этого скворечника была заменена стеклом и из темного чердака была хорошо видна вся внутренность гнезда. С тех пор это примитивное приспособление было «усовершенствовано» (5,4) и в последние годы (1936—1938) устраивается следующим образом.

В вертикальной глухой стене чердака дома или другого подходящего строения под коньком крыши прорезается прямоугольное отверстие приблизительно 15×12 см. В задней стенке скворечника, подходящего по размерам для гнездования синиц, делается такой же формы отверстие, но несколько меньших размеров и такой скворечник (рис. 1) прикрепляется снаружи стены так, чтобы его задняя стенка плотно прилегла к стене чердака (рис. 2), а отверстия совпали бы одно с другим. В отверстие задней стенки скворечника плотно и по возможности незаметно вставляется вырезанный кусок так, чтобы его можно было вынуть (из чердака) перед началом работы и заменить открывающейся фанерной или картонной дверкой с отверстиями для наблюдений (рис. 2). При таком устройстве скворечника можно действительно вплотную видеть все, что происходит в гнезде, а открывающаяся дверка позволяет быстро проникнуть внутрь гнезда (в отсутствие родителей). Несколько таких скворечников были с успехом применены в настоящей работе.

Для устройства «искусственного птенца» приходится жертвовать одним птенцом из выводка, хотя можно воспользоваться и случайно погибшим. Вследствие причин, которые будут ясны из дальнейшего изложения, этот метод оказывается успешным только с птенцами, уже начавшими оперяться (дней с 10). На оба конца длинного пинцета надевается голова и кожа шеи птенца так, чтобы при сжимании и разжимании пинцета клюв раскрывался и закрывался. Голова препарируется возможно тщательнее, вставляются искусственные глаза и т. п., чтобы «обман» был менее заметен (рис. 3). Держа

такой пинцет в правой руке и пододвигая широко раскрытый клюв «птенца» в клетку скворечника в момент прилета родителей, можно при осторожности и после некоторой тренировки (см. ниже) совершенно регулярно отбирать у старых птиц приносимую добычу. Кроме того, при известной ловкости и быстроте можно успеть вынуть простым пинцетом достаточно крупный корм из глотки у только что накормленного живого птенца. Так приходилось поступать с птенцами в первые дни после их вылупления.

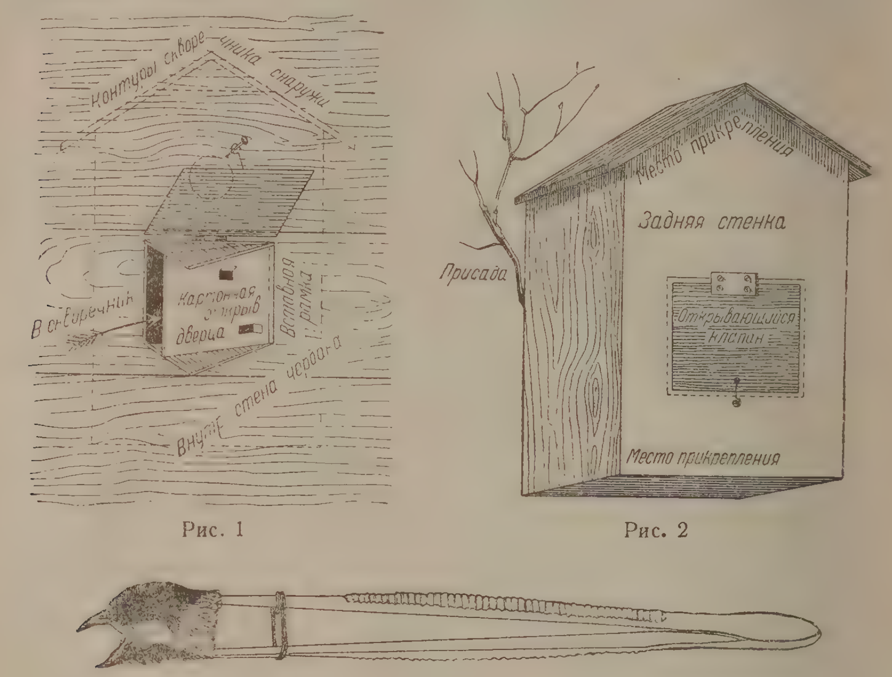


Рис. 1

Рис. 2

Рис. 3

II. БИОЛОГИЧЕСКИЕ НАБЛЮДЕНИЯ

Пары у больших синиц намечаются очень рано. Еще в январе, даже в морозные дни, уже слышится бойкое пенье и можно наблюдать ссоры самцов. Осенне-зимнее стремление к стайности заметно слабеет и с февраля на опытном участке, где круглый год проводились наблюдения (6), определяется несколько пар, выбирающих скворечники для гнездования[1]. Пара от пары никогда не селится очень близко, и поэтому ежегодно лишь две-три остаются гнездиться на опытном участке в приготовленных скворечниках. Постройка гнезд начинается не ранее двадцатых чисел апреля и ведется очень скрытно. Самец никогда не поет около своего скворечника, а самка, принося строительный материал (главным образом волос и шерсть), молча входит внутрь и также тихо вылетает обратно. Самец в постройке гнезда участия не принимает и лишь следует всюду за самкой, заигрывая с ней и напевая.

Гнездовая подстилка у больших синиц представляет собой *плотно свалявшийся войлок* с более мягким внутренним лоточком, который самка формует своим телом в глубокую чашку, пово-

[1] Учет и различение этих пар облегчались кольцеванием (на левую ногу, на правую, на обе и т. д.).

рачиваясь кругом и грудью прижимая края. Постройка гнезда заканчивается в несколько дней. Число яиц в полной кладке нередко достигает двенадцати. Ежедневно откладывается по одному яйцу и, таким образом, самый период кладки тянется довольно долго. Но самка начинает насиживать лишь к концу откладки всех яиц. Насиживающую самку кормит самец, причем обычно не лазает внутрь гнезда, а особым тихим позывом вызывает ее наружу. Самка вылетает на ветки около скворечника, трепеща крыльями, с жадностью берет корм из клюва самца и затем оба улетают. Через несколько минут самка возвращается одна и снова садится на яйца. Самец не насиживает. К концу насиживания (длящегося около 13 суток) самка сидит очень крепко. При малейшем шорохе извне она настораживается, прижимается глубже, а при беспокойстве со стороны наблюдательного отверстия угрожающе шипит и раздвигает крылья. Кончик палочки или карандаша с ожесточением щиплет и клюет, но не улетает. Несомненно, что при нападении на гнездо какого-нибудь врага, насиживающая самка дает ему хороший отпор.

Вылупление птенцов мало заметно, так как тонкий писк новорожденных снаружи почти не слышен. В первые дни самка подолгу сидит на птенцах, согревая их. В наших наблюдениях вылупление птенцов происходило почти одновременно (т. е. в течение одних суток), так что наблюдающиеся позднее различия в развитии зависели, повидимому, от разного питания. Едва проклюнувшихся птенцов самка не трогает, только смотрит на них и быстро прячет под себя, но после вылупления все половинки скорлупок выносит в клюве наружу и бросает далеко от гнезда. В гнезде остается только несколько мелких обломков. Погибшего при вылуплении или в 2—3-х дневном возрасте птенца самка также выносит в клюве и бросает далеко от гнезда (по непосредственным наблюдениям). Погибшие позднее птенцы подминаются живыми птенцами и постепенно превращаются в плоскую мумию. В первые дни после вылупления птенцов самка часто «ворошит» их в гнезде, роется клювом в самой тесноте, вытаскивая наверх нижних, более слабых. Прилетая к гнезду, синица почти нацело закрывает телом леток и на мгновение задерживается в нем, смотря внутрь гнезда, а затем соскакивает прямо на птенцов и начинает их кормить. Птенцы высоко поднимают широко раскрытые клювы. Покормив двух-трех, самка задерживается в гнезде, ожидая их помета, и уносит его в клюве. Птенцы обычно испражняются сразу же после кормежки и вообще в присутствии старых птиц. Получив корм, птенец быстро поворачивается гузкой к клюву матери, та ловко подхватывает появившийся густой, маслянистый «пакетик» и улетает с ним. Вследствие такой согласованности поведения птенцов и родителей гнездо все время остается совершенно чистым. Птенцы страдают только от блох и мух-кровососок (Ornithobia). Самец и самка прилетают с кормом очень часто. Точный хронометраж давал до 25 прилетов в час. Обычно самка прилетает несколько чаще самца. Среди дня кормежка несколько ослабевает. На ночь самка остается (правда, не всегда) на гнезде и спит над птенцами, растопырив крылья и расставив ноги.

Развитие птенцов идет очень быстро. На 5-й день они открывают глаза[1]. С возрастом начинают обнаруживаться различия в скорости развития, зависящие главным образом от несколько неравномерного питания. Однако регулирование питания все время есть и происходит, так сказать, «автоматически»: только что накормленный птенец успокаивается, усаживается поглубже и затихает, а

[1] Во избежание излишнего шока, могущего нарушить естественный ход гнездовой жизни, развитие птенцов детально не изучалось (рост, вес и т. п.).

проголодавшиеся наиболее активны, сидят выше и первыми тянутся за кормом. Но среди птенцов бывают и вообще очень живые и более вялые, которые потом выкармливаются слабее остальных. Едва только начинающие оперяться птенцы, лишь с маленькими кисточками маховых, уже чистят клювом перья на груди и плечах, потягиваются, тихо щебечут (особенно после кормежки) или пытаются клевать что-нибудь около себя. Они тонко различают особый звук, который слышится, когда на ветку, приколоченную к скворечнику, садится синица с кормом, и сразу же широко раскрывают клювы и и начинают пищать. Ни постукивание в стенку скворечника изнутри чердака, ни царапанье или другие звуки не вызывают у птенцов такой быстрой и дружной реакции, как шорох на присадной ветке; а позднее, перед вылетом, они уже откликаются писком на крик самца или самки, который слышится далеко от скворечника. При испуге птенцы ужимаются глубже в гнезде, стремятся подлезть друг под друга или по крайней мере засунуть голову поглубже.

Вылет из гнезда происходит на 16—17-й день. Дня за два до вылета птенцы начинают высовываться из летка, смотрят по сторонам. Один сменяет другого на этом наблюдательном посту и отсюда берет корм. Голодные издают ритмичный крик «ци-зи-зи», повторяющийся через совершенно ровные промежутки времени. Время от времени то один, то другой птенец, сидя в гнезде, вдруг начинает быстро (как при полете) махать крыльями, точно порываясь взлететь, но вместе с тем цепко держится лапками за подстилку гнезда. Перед вылетом интенсивность выкармливания несколько ослабевает и более голодные птенцы становятся еще активнее. Иногда родители не прилетают до 25—30 минут. К моменту вылета птенцов первого вывода некоторые самки уже начинают вторую кладку и даже насиживание где-нибудь поблизости и тогда выводок оказывается на попечении главным образом самца.

Вылет происходит обычно рано утром. Один за другим птенцы выскакивают из скворечника на присаду и почти тотчас же перелетают на деревья, иногда сразу на расстояние нескольких десятков метров. Никакого «обучения» полету не происходит. Перекликаясь, выводок быстро улетает в лес за родителями и через час-два после вылета найти его в окрестностях оказывается нелегко.

III. ОСОБЕННОСТИ ПИТАНИЯ БОЛЬШИХ СИНИЦ

Изучение питания в гнездовый период производилось несколькими способами. Уже прямое наблюдение за скворечниками при помощи сильного (12×) бинокля и кипрегеля (увеличение до 30×) позволяло во многих случаях точно устанавливать, какого рода корм приносился птенцам: гусеницы, бабочки, мухи или другие насекомые. Совсем точные данные удавалось получить, вынимая из глотки маленьких птенцов принесенный им корм. Но наиболее разнообразный и обильный фактический материал удалось собрать при помощи описанного выше «пинцета-птенца». Наблюдения же за внутренней жизнью скворечника позволили выяснить и «технику» кормления.

Очень маленьким птенцам приносится мелкая добыча — расклеванные яички бабочек и других насекомых, мелкие личинки, паучки и т. п. — все в виде смешанной беловатой кашицы, состав которой полностью выяснить не удалось. Эта кашица небольшими порциями вводится в глотку птенцов, и они ее без труда глотают. Но вскоре же, на 3—4-й день, синицы начинают приносить крупных пауков-крестовиков (Epeira diadema) и др., и кормление ими заслуживает более подробного описания. Обычно паук приносится уже без ротовых ядовитых частей (головной конец расклеван), но с ногами и

целым брюшком. Самка (или самец), держа паука в клюве, опускает его в раскрытую глотку птенца и начинает клювом выдавливать туда полужидкое содержимое. Объемистый сосательный желудок пауков обычно содержит уже ферментированную смесь белковых и других веществ, высосанных из мух, и эта питательная кашица скармливается птенцам. Самка мнет клювом паука, а птенец делает глоткой сосущие движения и проглатывает несколько капель. Затем синица вынимает паука и сует его следующему, потом третьему, а иногда и четвертому птенцу. Когда паук заметно уменьшится в размерах, самка или съедает его остатки или запихивает в глотку еще одному птенцу и быстро улетает. Тот обычно не сразу проглатывает остатки паука и их можно успеть вытащить из клюва пинцетом за торчащую наружу ногу.

Крупные пауки являются регулярной пищей птенцов в течение по крайней мере 7—8 дней. Только к концу выкармливания, когда птенцы оперятся, пауки в корме начинают появляться реже (и скармливаются уже целиком) и основной пищей становятся гусеницы и бабочки. Из гусениц преобладают голые, главным образом различные совки (Agrotis rubi View., Mamestra pisi L. и др.) и пяденицы (Numeria pulveraria L., Anaitis sp. и др.). Если птенцы еще не очень подросли, а гусеницы крупные, то их содержимое родители также выдавливают клювом, а остатки съедают сами. Но среди гусениц нередки и мохнатые (например, Pygaera ananastomosis L., Vanessa urticae L.), причем иногда самец или самка, раз за разом, летает за ними все в одно и то же место, принося много десятков за день. Самец одного из выводков, бывших под наблюдением, носил птенцам таких крупных крапивниц, что иногда приходилось вмешиваться и извлекать из глотки полуподавившегося птенца гусеницу в 4—5 см.

Из бабочек наиболее многочисленны совки (родов Hadena, Leucania). Попадаются пяденицы и др., но реже. Из прочих насекомых собраны несколько мягких личинок жуков, мелкие клопы и перепончатокрылые (среди них — наездники), мухи (Calliphora и нек. др.), жуки (Elateridae, Curculionidae). Летом во вторую половину выкармливания часто приносятся крупные зеленые кузнечики (Locusta cantans) — обычно одно брюшко; мелкие луговые кузнечики и их личники скармливаются целиком.

Работа с «искусственным птенцом» потребовала некоторой тренировки, так как старые птицы сейчас же выхватывают корм обратно, если видят, что птенец его не проглотил. Выставляя пинцет с головой птенца ближе к летку, так, чтобы птицы могли «покормить», не входя внутрь скворечника, приходилось все время внимательно следить, чтобы успеть быстро отодвинуть в сторону пинцет с захваченной пищей и вместе с тем не напугать самца или самку резким движением. Такие сборы проводились по нескольку раз в сутки по одному часу, с большими перерывами, чтобы птенцы не очень голодали. Незадолго до вылета работа с «искусственным птенцом» очень осложняется большой активностью всего выводка. Во время прилета родителей птенцы вскакивают на руку с пинцетом, лезут к летку и иногда даже успевают схватить корм. Тем не менее таким способом в одном гнезде можно собрать много десятков принесенных в разные часы дня насекомых и другой природной добычи синиц, и сохранность их, конечно, несравненно лучше, чем жалкие остатки хитина, находимые обычно в желудках убитых птиц. Кроме того, при этом накапливаются и ценные биологические наблюдения о всех подробностях выкармливания птенцов у изучаемого вида. Дальнейшее накопление материала позволяет сделать более точные цифровые расчеты о составе пищи.

В заключение — несколько замечаний о пользе больших синиц.

Несомненно, что эти птицы в общем полезны, особенно в садоводстве, но степень полезности очень неодинакова в различных местных условиях и в разное время года. Особенно ценно истребление различных гусениц как раз наиболее вредных видов. Уничтожение кузнечиков, живущих на яблонях, ягодных кустах, горохе и поедающих листву, а также скармливание птенцам крупных мух следует считать тоже положительным моментом. Но вместе с тем уничтожение больших пауков-крестовиков—это уже вредная деятельность, так же как и уничтожение наездников. На этом примере можно ясно видеть, как в экологических взаимоотношениях животных тесно переплетаются их полезная и вредная деятельность. Это широко распространенное явление среди птиц и только внимательными наблюдениями в течение всего года можно выяснить то место, которое вид занимает в характерном для него биоценозе.

ЛИТЕРАТУРА

1. Naumann, Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas. Herausgeg. v. Hennicke. Gera, 1905. Bd. II, p. 238.—2. Pässler, Journ. f. ornithologie, 1856. — 3. Промптов, Живая природа, № 13 и 16—17, 1925. — 4. Промптов, Сезонные наблюдения над птицами в природе. Молодая Гвардия, 1930. — 5. Промптов, Птицы в природе. Учпедгиз, 1937, стр. 83.— 6. Промптов и Лукина, Зоол. журнал, т. XУI, № 4, 1937.

AN EXPERIMENTAL STUDY OF THE BIOLOGY AND NUTRITION OF GREAT TIT-MICE (PARUS MAJOR L.) DURING THE NESTING PERIOD

by A. N. Promptov and E. V. Lukina

(Department of biology, 2-nd Moscow Medical Colleg)

Summary

1. The present paper contains some data on the biology and nutrition of great tit-mice (Parus major) during the nesting period, which were obtained by means of observations within nest-boxes of special construction (Fig 1,2), as well as by using an «artificial nestling» (Fig. 3) for collecting food brought to young birds.

2. Close observations carried out on the behaviour of old birds and nestlings in nest-boxes have shown a remarquable coordination between the actions of the ones and the others, leading to an almost «automatic» regulation of fundamental vital functions. Thus, for example: (I) the proportionality of the nestling feeding is regulated by the degree of their satiety: hungry nestlings are the most active, while those, which have just been fed, become sluggish; (2) nestlings evacuate their bowels immediately after feeding straight into the beak of their parents and excrements are regularly taken out of the nest, which thus remains clean.

3. Observations and the material collected indicate that the vast majority of insects brought (naked and hairy caterpillars, butterflies, grasshoppers, flies) belong to injurions ones. It is only by destroying spiders and ichneumonids that tit-mice can do harm.

4. As to big spiders (Epeira), the tit-mice press them out into the throat of their young ones by means of their beak. The nestlings suck in the semi-liquid content of the spider's abdomen, representing for them a very nutritious food. The same is done with large caterpillars.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 5

СЛУЧАЙ НАСЛЕДСТВЕННОГО ХРОМИЗМА У ГОРОДСКОГО ВОРОБЬЯ (PASSER DOMESTICUS L.)

Е. Е. Погосянц

Из лаборатории генетики Института зоологии МГУ

По аберрациям окраски у птиц имеется в настоящее время довольно обширная литература. Среди этой литературы есть ряд экспериментальных работ, посвященных окраске домашних птиц (курицы, утки, голубя), волнистого попугайчика, канарейки и некоторых других вьюрковых. Большинство же исследований, касающихся диких видов других птиц, является лишь описанием отдельных случаев измененной окраски без выяснения ее наследственной природы.

Поэтому случай хромизма у городского воробья (Passer domesticus L.), факт наследования которого установлен в данной работе экспериментально, представляет известный интерес.

ОПИСАНИЕ ПТИЦ

Большинство известных аберраций окраски у диких птиц является случаями полного или частичного альбинизма или меланизма (1, 2, 6 и 14—16). Хромизм—порыжение окраски—явление, повидимому, более редкое. Может быть хромизм и нередок, но не так заметен в природных условиях, как альбинизм или меланизм, и потому меньше обращает на себя внимание. Нам известны случаи хромизма у галки и скворца (по материалу Московского зоопарка), а также у городского воробья (из коллекции А. Н. Формозова). Здесь будет дано описание окраски воробьев-хромистов, изучавшихся в настоящей работе. У всех остальных виденных нами экземпляров птиц окраска была изменена весьма сходным образом.

Воробьи-хромисты отличаются от нормальных воробьев заметным порыжением общего тона окраски.

Особенно хорошо это выражено у самок, которые издали выглядят почти однотонно палево-рыжими, с несколько более темным верхом. Самцы отличаются от самок наличием на спине более темных стержневых пятен, темнобурым горловым пятном (заметно ослабленным по сравнению с черным пятном нормального самца) и преобладанием более ярких рыжих тонов на спине. Таким образом, половой диморфизм у воробьев-хромистов выражен хорошо, но в связи с заменой черных мест бурыми отличие самца от самки у хромистов несколько слабее, чем у нормальных.

Интересно отметить, что изменение пигментации сказывается также и на окраске роговых частей: у хромистов желтоватая плюсна, более светлый клюв и коричневая радужина. Совершенно очевидно, что изменения окраски пера и роговых частей имеют общую физиологическую природу.

У птиц-хромистов пигментообразование, повидимому, не доходит до той крайней фазы, которая выражается в появлении черных тонов, обусловленных наличием эумеланина, а задерживается на более

ранней стадии — образовании рыжеватобурых тонов, обязанных пигменту феомеланину (3, 4, 5).

ВЫВЕДЕНИЕ ЛИНИИ ХРОМИСТОВ

В 1933 г. в Московский зоопарк были доставлены из природной популяции две желтых самки-хромистки. Эти птицы были посажены в вольер с двумя нормальными самцами.

Весной 1934 г. обе пары стали гнездиться и дали 9 птенцов (7 от первой и 2 от второй пары). Все птенцы оказались нормальными (рис. 1).

Из этого можно было заключить, что хромизм, если он наследственен, является признаком, рецессивным по отношению к нормальной окраске.

На следующий год в вольере были оставлены самки-хромистки и из первого поколения два самца и одна самка (предположительно гетерозиготы). Весной птицы разделились на три пары. Одна состояла из самки и самца первого поколения, а две других — из самцов первого поколения и самок-хромисток (матерей). Первая пара дала

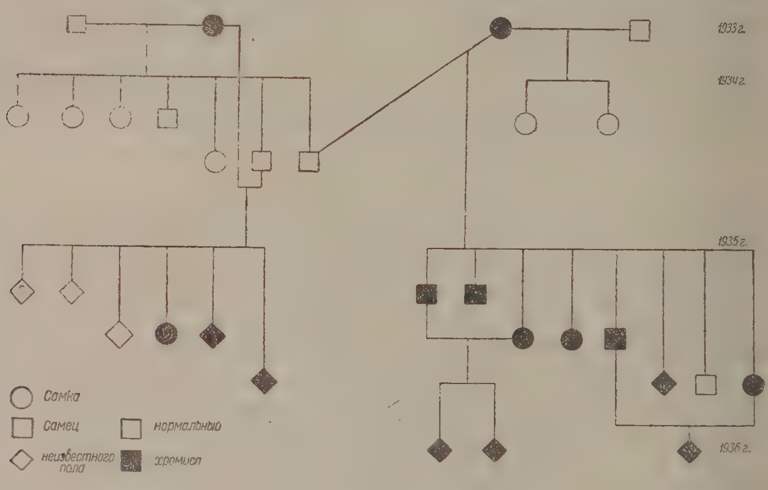


Рис. 1

за сезон более 10 неоплодотворенных яиц, а от скрещивания самок-хромисток с их сыновьями было получено в общей сложности 16 яиц, из которых вывелось 10 хромистов, 3 нормальных и 1 птенец неизвестной окраски, так как он умер через несколько дней после вылупления. Среди хромистов оказались 3 самца и 5 самок. Двое остальных рано погибли и не были вскрыты. Среди нормальных один был самец и два неизвестного пола, так как погибли до осенней линьки, а вскрытие для определения пола произведено не было.

В следующем 1936 году для скрещивания были оставлены в вольере хромисты (3 самца и 4 самки), давшие в тот сезон только трех птенцов — всех хромистов. Небольшое количество потомства объясняется отчасти тем, что несколько яиц было взято из гнезда для другой работы. И, наконец, в 1937 г. было получено еще 10 хромистов от скрещивания хромистов между собой. Таким образом, была выведена линия воробьев-хромистов, общее число которых к осени 1937 г. достигло 22 экземпляров: 2 родительских самки и 10 самок и 10 самцов, полученных из скрещиваний.

ОБСУЖДЕНИЕ И ВЫВОДЫ

Приведенные фактические данные с несомненностью свидетельствуют о наследственной природе и рецессивности хромизма у городского воробья.

Обнаружение в природе сразу двух самок-хромисток возможно объяснить тем, что они являются сестрами и произошли от родителей, уже имевших наследственные задатки хромизма.

Картина наследования и полученное расщепление, несмотря на малый числовой материал, очень просты и, вероятнее всего, соответствуют моногибридным отношениям.

К сожалению, на имеющемся материале нельзя выяснить вопрос о сцеплении с полом, так как нет скрещивания самца-хромиста или самца гетерозиготного по гену хромизма с нормальной самкой, от которого в случае сцепления с полом в первом же поколении должны появиться самки-хромистки. В настоящее время можно лишь заметить, что сцепление с полом кажется более вероятным, так как в этом случае появление в природе двух сестер-хромисток легко объяснить происхождением их от самца, имеющего наследственные задатки хромизма. В случае же наследования не сцепленного с полом для объяснения появления сразу двух измененных особей необходимо предполагать достаточно высокую степень насыщенности популяции генами хромизма. В ряде случаев подобное явление действительно имеет место. Так, например, по неопубликованным данным А. Н. Формозова, хромисты встречаются в г. Горьком и его окрестностях. Ему неоднократно (1916, 1922 и 1923) приходилось наблюдать и добывать хромистов одиночек или двух сразу в стаях нормальных. Замечательно, что все были самки. Это говорит в пользу предположения о сцеплении с полом.

В заключение считаю своим приятным долгом выразить большую благодарность Московскому зоопарку за разрешение использовать его материал для данной работы, А. Н. Промптову, предложившему мне провести настоящую работу и организовавшему постановку первых скрещиваний, а также А. Н. Формозову, любезно сообщившему мне известные ему случаи хромизма у воробьев.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бианки, Изв. зоол. музея Акад. наук 1906. — 2. Gengler, Orn. Monatsber. 14.1906 — 3. Görther, Proc. Soc. Exp. Biol. and Med. IX, 1912. — 4. Görther, Journ. Amer. Chem. Soc. XXXV, 1913. — 5. Götz, Verhandl. d. Ornith. Ges. in Bayern, XVI, 1925. — 6. Handmann, Ornith. Monatsber., № 6, 1906. — 7. Hornung, Zool. Gart. 45, 1904. — 8. Leverkühn, Journ. f. Ornith., 1887. — 9. Поляков, Орнит. вестник № 2, 1917. — 10. Промптов, Жур. эксп. биол. сер. А. т. IV, 1928. — 11. Ratthey, Orn. Monatsber., 1904. — 12. Schusta, Orn. Monatsber., 27, 1902. — 13. Ridgway, Color standards and color nomenclature, 1912. — 14. Stölker, Journ. f. Ornith. H. 4, 1877. — 15. Walterhöfer, Ornith. Monatsber., 27. 1902. — 16. Willemoessuhm., Zool. Gart. 1865.

A CASE OF HEREDITARY CHROMISM IN THE HOUSE-SPARROW (PASSFR DOMESTICUS L.)

by H. E. Pogossiantz

(From the Laboratory of Genetics Institute of Zoology, University of Moscow)

Summary

1. The present work gives a description of hereditary chromism in house sparrows caught in nature.

2. The change of coloration is expressed in a strong weakening of black (eumelanistic) tints. The general colour of the female may be called snuff-brown, while the colour of the dark part of feathers and of the

throat-patch of the male is nearest to fuscous-black. The sexual dimorphism retained, but becomes less pronounced.

3. Crossings made in the aviaries of the Moscow Zoological Gardens (from the year 1934 till 1937) showed the indubitable recessive character and the hereditary nature of that variation. As a result of the above crossings over 20 specimens of chromists were obtained.

The supposition is made as to a probable sex-linkage of the chromism gene.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 5

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВОЗРАСТНЫХ ИЗМЕНЕНИЙ У ГРЫЗУНОВ В ПЕРИОД РОСТА

П. Н. Степанов

Из лаборатории экологии Института зоологии МГУ и Северокавказской краевой противочумной станции

1. ВВЕДЕНИЕ

Целый ряд исследований по возрастным изменениям в период роста у домашних и лабораторных животных позволил установить ряд важных и интересных закономерностей (Шмальгаузен, 1935).

Грызуны являются наиболее подходящим объектом для изучения возрастных изменений. Добывание их сравнительно легко, и они встречаются обычно в большом числе. Кроме того, для грызунов характерен относительно краткий период развития, что позволяет собрать необходимый материал в небольшой промежуток времени. В связи с этим уже было проведено несколько исследований по росту и возрастным изменениям некоторых видов диких грызунов.

Так, например: 1) по сусликам: Шоу (Shaw, 1925), Джонсон (Johnson, 1927, 1931), Калабухов (1934), Наумов Н. П. (1935); 2) белке: Наумов (1934), Исаков и Распопов (1935); 3) полевкам: Рериг и Кнохе (Rörig und Knoche, 1916), З. С. Родионов (1924); 4) мышам и крысам: Дональдсон (Donaldson, 1924), Сахаров (1934).

Возрастные изменения других групп грызунов, как, например, хомяков, никем не изучались.

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

Нами был отобран в основном материал по трем видам: 1. Cricetulus migratorius Pall. — 71 экз.; 2. Mesocricetus nigriculus Nehr. — 106 экз.; 3. Citellus pygmaeus Pall.—598 экз. Кроме того нами были произведены и использованы для сравнительного анализа отдельные наблюдения по следующим видам: 4. Mus musculus L.—212 экз.: 5. Microtus arwalis Pall.—139 экз.; 6. Alactaga jaculus Pall.—6 экз.; 7. Alactagulus acontion Pall.—31 экз. И, наконец, были использованы литературные данные о росте и возрастных изменениях следующих видов грызунов: 8. Sciurus vulgaris L.; 9. Cynomysl ludovicianus Ord.; 10. Citellus columbianus Ord. и Citellus tridecemlineatus (Mitchell); 11. Microtus socialis Pall.; 12. Microtus arwalis Pall.; 13. Fiber zibethicus L.; 14. Cavia cobaja L.; 15. Rattus norvegicus Erxl. и R. norvegicus albinos.

Основной материал собран на зверьках, родившихся в условиях неволи. Для этого из добытых грызунов нами отбирались самки; те из них, которые были беременными, рождали и вскармливали в неволе детенышей. Кроме того, на протяжении всего времени нашей работы почти регулярно производилась добыча грызунов в природе, которые подвергались также обработке, давая материал для сравнения их развития с таковым содержащихся в неволе.

Грызуны в неволе содержались в деревянных клетках, имеющих два отделения: темное—гнездовое и светлое—кормовое. Числовые данные получены в результате определений, производившихся, как правило, один раз в пять дней, а иногда и чаще.

3. ВОЗРАСТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВЕСА ТЕЛА

Вес и размеры новорожденных. Наш материал, а также материал, собранный другими авторами, позволяет решить вопрос о том, в каком соотношении находится вес новорожденных к весу взрослых животных соответствующих видов. В табл. 1 приведены данные результатов определений веса новорожденных детенышей некоторых грызунов, изученных нами, и его крайние вариации.

Таблица 1

Вид грызуна	Число детенышей	Вес тела детенышей в г		
		мин.	макс.	средн.
Серый хомячок (C. migratorius)	12	2,2	2,65	2,47
Черноватый хомяк (M. nigriculus)	22	2,75	4	3,28
Малый суслик (C. pygmaeus)	51	2,6	5,15	4,01

Для большей полноты материала используем литературные данные измерений по полевке, крысе, ондатре, некоторым видам североамериканских сусликов, чтобы иметь для сравнения грызунов, близких в систематическом отношении, но отличающихся размерами.

В табл. 2 мы сравниваем соотношения весов взрослых и детенышей для всех перечисленных грызунов, расположенных по возрастанию среднего веса тела взрослых. Зависимость между весом взрослых грызунов и их детенышей такова, что с увеличением абсолютного веса взрослых параллельно уменьшается относительный вес новорожденных детенышей. Анализ промеров длины тела дал сходные результаты.

Наибольший относительный вес имеют новорожденные детеныши мышей, т. е. детеныши самых мелких из рассматриваемых грызунов и, наоборот, чем крупнее взрослое животное, тем, относительно их веса и размера, мельче их новорожденные детеныши.

Изменения веса тела грызунов в период роста. Изменения веса тела животных в период роста зависят от двух основных моментов, именно: продолжительности периода роста и скорости роста.

Скорость роста у изучаемых видов грызунов различна. Она также имеет некоторые колебания в пределах одного вида (у отдельных семей и отдельных особей).

Картина роста веса семей серого хомячка C. migratorius изображена на рис. 1. Пунктирная кривая обозначает вес детенышей из семьи, привезенной из степи, длина тела которых соответствовала 14-дневной длине зверьков, родившихся и воспитавшихся в неволе. Этот день мы и берем за исходную точку кривой.

Индивидуальные колебания в весе детенышей в период роста были сравнительно велики. Так, в одной семье вес тела детенышей иногда колебался от 9 до 12, от 12 до 15, от 14 до 18, от 19 до 26, от 22 до 28 г, или от 21 до 31,4% среднего веса детеныша в семье.

До 15—20 дней продолжается период равномерного и интенсивного роста. В возрасте от 15—20 дней до 30 дней рост менее интенсивен, давая почти полную остановку к 30—35-дневному возрасту и приближение к весу взрослых животных (средний вес молодых в возрасте 35—40 дней равен 27 г, средний вес взрослых 33,04 г).

Черноватые хомяки (M. nigriculus) показывают подобный же характер изменения веса с возрастом (рис. 2). В отличие от серых хомячков интенсивность роста черноватых хомяков еще весьма ве-

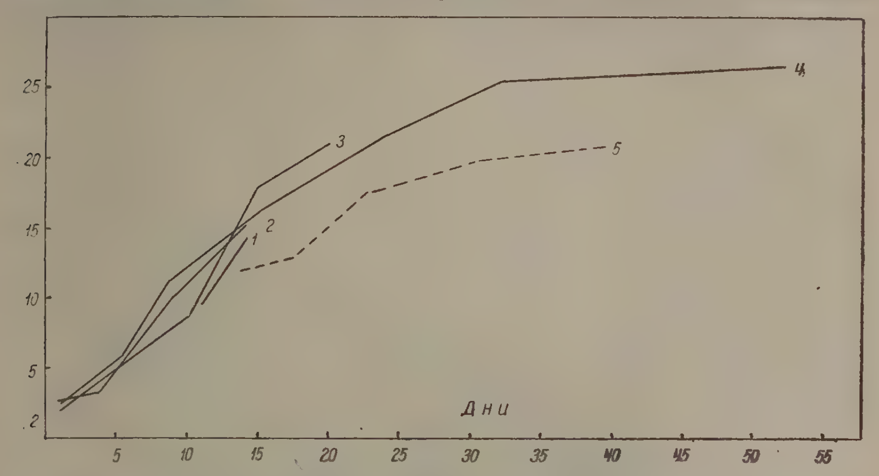


Рис. 1. Рост серых хомячков C. migratorius из 6 семей. Семья 5-я привезена из степи и возраст хомячков принят равным 14 дням на основании промеров длины их тела

лика вплоть до 35—40-дневного возраста и лишь после этого наблюдается замедление в росте. К этому времени вес их тела достигает 80 г, т. е. уровня, близкого к весу взрослых.

Таблица 2

Вид грызуна	Средний вес взрослой особи в г	Средний вес новорожденного детеныша в г	Вес детеныша в % веса взрослого	Автор
1	2	3	4	5
Домовая мышь (M. musculus)	10,89	1,23	11,29	Степанов П. Н.
	10,89	1,3	11,94	Родионов В. М.
Обыкновенная полевка (M. arwalis)	32	2	6,28	Рериг и Кнохе
Серый хомячок (C. migratorius)	33,04	2,47	7,48	Степанов П. Н.
Земляной зайчик (A. acontion)	42	2,58	6,14	Степанов П. Н.
13-линейный суслик (C. tridecemlineatus)	80	3,3	4,13	Джонсон
Черноватый хомяк (M. nigriculus)	105	3,28	3,12	Степанов
Малый суслик (C. pygmaeus)	140	4,01	2,87	Степанов
Белка (S. vulgaris)	250	7,8	3,12	Исаков и Распопов
Б. тушканчик (A. jaculus)	262	7,8	2,98	Степанов
Крыса белая (R. norvegicus)	280	5,5	1,96	Дональдсон
Альбинос	336	8,6	2,56	Шоу
Ондатра (F. zibethicus)	800	20	2,5	Лавров
				Энсони

Нами также использован материал по росту двух семей сусликов (C. pygmaeus), родившихся в неволе в условиях искусственной норы и давших при этом бо́льшую по сравнению с содержавшимися

Рис. 2. Рост черноватых хомяков M. nigriculus. Семьи 5 и 6 добыты в степи, а 1—4 родились в неволе

в клетках интенсивность роста, приближающуюся к росту сусликов в естественных условиях.

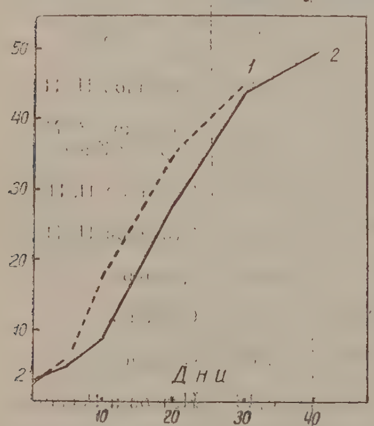


Рис. 3. Рост двух семей малого суслика C. pygmaeus в условиях искусственной норы

Как видно из кривых на рис. 3, в первые 5 дней абсолютный прирост в обоих случаях небольшой. Он резко поднимается после 5 дней и продолжается до 25—30 дней. Рост детенышей в этих семьях в указанный промежуток времени можно считать вполне сходным с естественным в природных условиях.

Если сравнить между собой интенсивность и продолжительность периодов роста у грызунов по нашим данным и данным других авторов, то необходимо отметить чрезвычайно быстрый рост обоих видов хомяков. От рождения до периода замедления и последующей остановки они стоят впереди всех перечисленных видов грызунов.

Малый суслик (C. pygmaeus) имеет бо́льшую интенсивность роста, чем североамериканский вид C. tridecemlineatus и луговые собачки (C. ludovicianus).

Если принять во внимание наши данные по соотношению весов новорожденных и взрослых зверьков (табл. 3), следует ожидать, что

для крупных грызунов должна быть характерной или большая интенсивность роста, или более длительный период роста по сравнению с мелкими грызунами, относящимися к той же систематической группе. Подтверждение этому предположению мы находим на рис. 4, где изображены кривые роста 4 пар видов, относящихся к одной и той же систематической группе, но отличающихся размерами тела, именно:

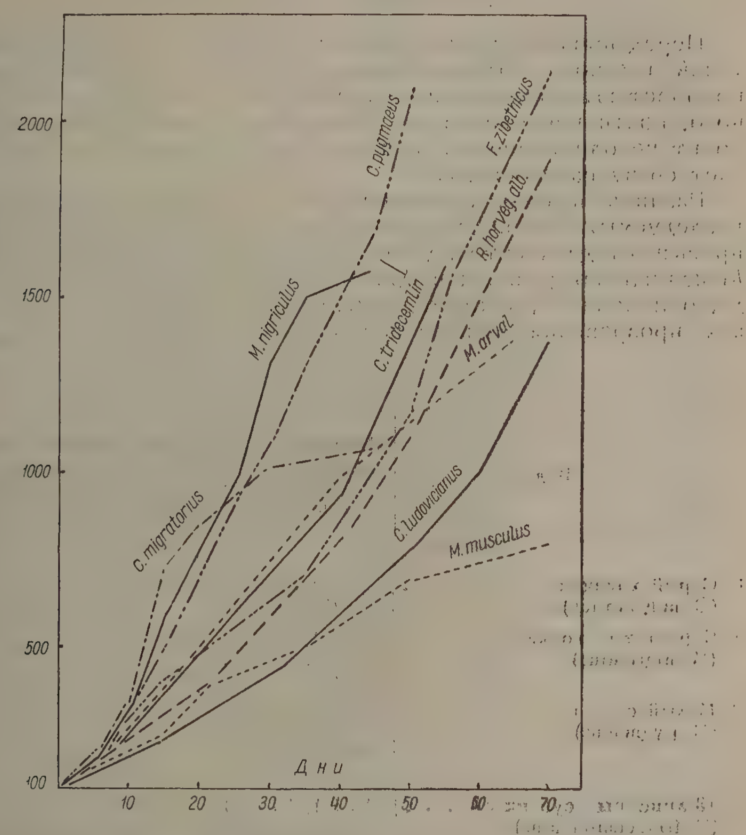


Рис. 4. Рост различных грызунов. Вес при рождении принят за 100.

серого хомячка и хомяка, мыши и крысы, полевки и ондатры, 13-линейного суслика и малого суслика. Эти данные ясно говорят о том, что различие в размерах тела у этих видов связано с различной интенсивностью, в то время как продолжительность периода роста у них примерно одинакова. Так, например, и C. migratorius и M. nigriculus перестают расти к 40—50-му дню своей жизни и, наоборот, у мыши и крысы, полевки и ондатры и двух видов сусликов в течение периода исследования рост еще не прекратился и разница в размерах к 50—70-му дню жизни создалась за счет различий интенсивности роста.

Продолжительность сроков роста также неодинакова у различных видов грызунов. В частности можно заметить, что у животных с одинаковым конечным весом скорость роста обратно пропорциональна продолжительности его. Так, например, два вида, близкие по конечному весу—серый хомячок и обыкновенная полевка,—дали совершенно различные по характеру кривые. Причина этого главным образом зависит от различной продолжительности периода их

роста. Серый хомячок после 15 дней замедляет свой рост, а после 30 дней почти прекращает, в то время как обыкновенная полевка продолжительное время постепенно растет. Такую же картину можно наблюдать при сравнении роста хомячка и домовой мыши и у других грызунов с близкими размерами и весом, но стоящими далеко в системе.

4. РАЗВИТИЕ ГЛАЗ И ПРОЗРЕВАНИЕ

Перед прозреванием у детенышей происходит увеличение очертаний глазного яблока, сомкнутые веки и линии их соединения приобретают большую выпуклость и отчетливость, становятся темного, почти черного цвета. Прозревание детенышей в семье происходит не одновременно, и каждый из детенышей не всегда прозревает сразу на оба глаза.

Разница в сроках прозревания детенышей в одном выводке у исследуемых видов примерно одинакова: у C. migratorius она не превышает двух суток, у M. nigriculus и C. pygmaeus—трех суток. Максимальная разница в прозревании разных глаз у одного индивида, отмеченная у суслика, также равна трем суткам. Данные о сроках прозревания для всех видов представлены в табл. 3.

Таблица 3

Вид	Возраст прозревания в днях (в скобках число грызунов)	Средние М в днях	Крайние вариации сроков прозревания	Крайние вариации сроков отлипания ушных раковин
1. Серый хомячек (C. migratorius)	11 (1), 12 (4), 13 (7), 14 (2)	13,5	11—14	3—4
2. Черноваты хомяк (M. nigriculus)	13 (3), 14 (3), 15 (3), 16 (12) 17 (5), 18 (2)	15,68	13—18	5—6
3. Малый суслик (C. pygmaeus)	23 (7), 24 (8), 25 (5), 26 (9), 27 (2), 28 (5), 29 (4), 32 (5)	26,27	23—32	
4. 13 линейный суслик (C. tridecemlineatus) (по Джонсону)	23 (2), 24 (14), 25 (12), 26 (10), 27 (16), 28 (8), 29 (1), 30 (4)	25,97	23—30	
5. Домовая мышь (по Родионову)			14—15	3—6[1]
6. Белая крыса (по Дональдсону)			14—17	5—6[2]
7. C. columbianus (по Шоу)			19—23	
8. Белка Sc. vulgaris (по Исакову и Распопову)			30—32	

Бросается в глаза разница в сроках прозревания у представителей семейства Sciuridae—беличьих, прозревающих позднее, и представителей семейства Muridae—мышеобразных, прозревающих значительно раньше.

[1] Белая мышь.
[2] Белая крыса, по Сахарову

В связи с этим следует также заметить, что темпы развития органов зрения не находятся в строгой зависимости от размера тела грызуна. Так: 1) C. migratorius крупнее M. musculus, однако прозревает он раньше; 2) C. columbianus значительно крупнее C. tridecemlineatus (по весу в 4 слишком раза), но прозревает он раньше в среднем на 5 дней, по Джонсону и Шоу; 3) R. norwegicus по весу во много раз больше M. musculus, однако сроки прозревания их если не совсем сходны, то во всяком случае очень близки.

Наконец, следует отметить, что прозревание, т. е. момент открытия глаз иногда еще не влечет за собой начала полного и нормального их функционирования. Серые хомячки, например, после момента открытия глаз от 2 до 5 дней передвигаются с закрытыми или прищуренными глазами.

5. РАЗВИТИЕ УШЕЙ И СЛУХА

У новорожденных зверьков ушные раковины пригнуты к коже головы вперед, так что они закрывают полностью ушное отверстие. При этом их края плотно соединены с кожей головы. «Отлипание» раковин у детенышей одного выводка происходит обычно почти одновременно, реже с промежутком, не превышающим одних суток. Перед «отлипанием» раковины набухают, а линия соединения их с кожей головы становится все более отчетливой. Отлипшие ушные раковины некоторое время сохраняют прежнюю форму. Пределы вариации сроков отлипания раковин даны в табл. 3.

Наблюдения за развитием слуха показывают, что детеныши с прилипшей ушной раковиной не реагируют на звук. Чувство слуха развивается постепенно, за некоторое время до видимого открытия среднего уха; так, например, C. migratorius начинает реагировать на звуки уже в возрасте 9 дней, M. nigriculus—с 10—13 дней, а C. pygmaeus—с 18—22 дней.

На разновременность открытия среднего уха и появления чувства слуха указывают и другие авторы. Шоу пишет, что C. columbianus, имеющий вполне открытое среднее ухо лишь на 29-й день от рождения, начинает реагировать на звуки уже с 19-го дня.

У сусликов ушные раковины настолько малы, что установить сроки отлипания довольно затруднительно.

Момент открытия среднего уха у грызунов также труднее установить, чем срок открытия глаз или отлипания ушных раковин, поэтому наши данные относятся скорее к концу, чем к началу открытия. У серых хомячков открытие среднего уха происходит на 14—15-й день их жизни, у черноватых хомяков варииирует между 17-м и 22-м и у малых сусликов между 23-м и 33-м днем.

Из табл. 3 видно, что крайние вариации сроков отлипания ушных раковин незначительны как у отдельных видов, так и у всех приведенных в таблице и не превышают 4 суток.

ЛИТЕРАТУРА

1. Donaldson H. H., The rat. 2 Ed., Philadelphia, 1924.—2. Johnson G. E., J. of mammalogy, v. 8, №2, 1927.—3. Johnson G. E., Trans. Kansas Acad. of Sc., v. 34, 1931.—4. Лавров Н. П., Ондатра Изд. «Сов. Азия», Москва, под ред. Б. М. Житкова, 1931.—5. Распопов М. П. и Исаков Ю. А., Биология зайцев и белок и их болезни. Всесоюзное кооп. объед. из-во, Москва-Ленинград, 1935.—6. Родионов З. С., Биология общественной полевки. Отд. защиты растений от вредителей АКЗЗАС СССР, Ленинград, 1924.—7. Родионов В. М., Изучение серой домашней мыши. Бюллетень зоопарков и зоосадов, № 3, 1934.—8. Rörig und Knoche, Arb. aus der biol. Anstalt, Bd. 9, № 3, Berlin, 1916.—9. Сахаров П. П., Лабораторные мыши и крысы. Госмедизд. Москва, 1933.—10. Shaw W., J. of mammalogy, v. 6, №2, 1925.—11. Шмальгаузен И. И, ред. Рост животных. Сборник, Биомедгиз, Москва-Ленинград, 1935.

COMPARATIVE STUDY OF AGE CHANGES DURING THE PERIOD OF GROWTH IN RODENTS

by P. N. Stepanov

(Laboratory of Ecology, Institute of Zoology, University of Moscow)

Summary

1. Three species of rodents namely Cricetulus migratorius Pall., Mesocricetus nigriculus Nehr. and Citellus pygmaeus Pall. were thourogphly investigated in regard to the weight changes during their postnatal life as well in regard to the development of organs of vision and hearing. A few observations were made upon four other species and finely data upon nine more species were added using materials published by other investigators.

Comparing the average weight at birth that of adult animals and studying the intensity of growth and its duration the following conclusions were made.

a. The relative size of the new born i. e. expressed in percents of the adult size is smaller among large species than among small ones.

b. In connection with this stands the absolute and relative increase in body weight being much smaller among small sized species as compared with large ones.

c. Making a comparison of closely related species differing in size (C. migratorius—C. nigriculus, M. musculus—R. norvegicus, C. pygmaeus—C. tridecemlineatus, M. arvalis—F. zibethicus) a conclusion can be drawn that the difference in the definitive body dimensions is a result of a differential growth intensity.

d. The duration of the growth period is approximately alike among closely related species.

2. Table 3 contains data no the time of eye disclosure as well on the age when external ear gets free being in new born animals adhered to the head. The conclusions belonging to this part of our investigation are as follows:

a. Different species of rodents have their own rates of a postnatal development of organs of vision and hearing. Taxonomically related species are in that respect close to each other.

b. The rate of development of organs of vision and hearing is evidentely in no relation to the body size.

c. The sound reception develops gradually before the opening of the middle ear after which the reception continues to improve.

d. The disclosure of eyes does not occur when the adult level of vision has been already reached.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 5

СЕЗОННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ЦИКЛА ЖИЗНИ МАЛОГО СУСЛИКА (CITELLUS PYGMAEUS PALL.)

С. Н. Варшавский

Из лаборатории позвоночных Азово-Черноморского института защиты растений

I. ВВЕДЕНИЕ

Большое сельскохозяйственное и эпидемиологическое значение малого суслика (Citellus pygmaeus Pall.) настолько известно, что говорить о нем не приходится. «В ряду мероприятий по защите растений борьба с сусликами занимает первое место по масштабу и стоимости ее ведения» (Н. Архангельский, 1932). В настоящее время уже вполне выяснилось, что для успешной борьбы с сусликами совершенно необходимо построение цельной и основанной на знании экологии этого вида системы мероприятий. Однако до сих пор многие вопросы экологии малого суслика еще недостаточно освещены, а некоторые и совсем не изучены. В частности, к числу таких неясных и слабо освещенных вопросов относятся дневное поведение и активность жизни малого суслика. Между тем работами последних лет было установлено (К. Крылова, 1937; см. ниже), что поведение сусликов имеет очень большое значение для практики борьбы и сильно влияет на эффективность истребительных мероприятий.

Целью нашей работы и было выяснение этих вопросов с тем, чтобы в конечном итоге дать биологические основания для применения газового метода борьбы с сусликами с наибольшей эффективностью.

Разрешению подлежали следующие вопросы:

1. Сезонные изменения дневного цикла жизни популяции малого суслика.
2. Часы наибольшей наземной активности популяции в течение дня.
3. Поведение сусликов в течение дня (выход и уход в норы, длительность пребывания в норах, интенсивность кормления и т. д.) и влияние на поведение возраста, пола и периодов жизни.
4. Осторожность сусликов в течение их дневной жизни и ее сезонное изменение.

Исследования проводились в Тарасовском районе Ростовской области в течение мая—июля 1935/36 г.

Литературные данные по интересующему нас вопросу скудны. Специально дневным циклом жизни малого суслика (если не считать нескольких попутных опытов Е. И. Орлова, 1929) занимался, и то очень недостаточно, только Ф. Н. Лебедев (1925). Немногие отрывочные сведения находим также у С. И. Огнева (1924) и П. Свириденко (1937).

Из других видов сусликов более тщательно изучался дневной цикл жизни желтого суслика (Е. Орлов, 1929, отчасти Д. Кашкаров и Лейн-Соколова, 1927) и очень отрывочно — рыжеватого (Тихвинский, 1932) и Эверсманнова (М. Зверев, 1929, Верещагин и Плятер-Плохоцкий, 1930).

Все указанные работы имеют один существенный недостаток: исследования проводились вообще без учета специфических особенностей периодов жизни вида, а потому без связи с ними. Задачей нашего исследования было установление и изучение отдельных периодов жизни, качественно отличных друг от друга и харак-

теризующих экологию вида за определенный отрезок времени. Указанный принцип лег в основу изучения дневного цикла жизни популяции малого суслика.

Методика работ. Большая часть данных по дневному циклу жизни собрана с помощью систематических наблюдений за определенным количеством сусликов по методу Е. Орлова (1929), несколько измененному нами. Обитаемые норы сусликов ежедневно прикрывались и затем в определенные часы дня — в 5, 6, 7, 8, 10, 12, 14, 16, 17, 18, 19, 20 и 21 — производилась проверка и подсчет открытых нор, которые затем снова прикрывались. Выход сусликов (дифференцированный по полу и возрасту) выражался затем в процентах от общего числа подопытных. Изменения, внесенные в методику исследований Е. Орлова, заключались в том, что, помимо обитаемых нор, аналогичные наблюдения проводились за рядом временных нор в пределах индивидуальных ареалов подопытных сусликов. При этом отмечались все случаи ремонта или рытья нор. Таким образом, можно было вместе с выяснением времени наибольшего выхода сусликов установить время наибольшей их активности в отношении посещений соседних нор, роющей деятельности и пр. Наблюдения повторялись в течение лета в основные периоды жизни, начиная от времени рождения суслят.

Одновременно для выяснения продолжительности кормежек сусликов, их поведения в различные часы дня и частоты посещения временных нор проводились длительные (до 3 часов) наблюдения в бинокль за отдельными сусликами.

В качестве показателя осторожности животных была взята продолжительность отсиживания в норах чем-либо потревоженных сусликов.

Продолжительность отсиживания сусликов изучалась при помощи специального выслеживания сусликов и последующего вспугивания их. Вспугивание производилось с таким расчетом, чтобы суслик не метался, стараясь спрятаться в любую нору, а бежал бы к гнездовой или наиболее посещаемой временной норе и относительно спокойно ушел в нее. Нора, куда забегал суслик, затыкалась пучком травы, и отмечалось время ухода суслика в нору и время выхода его.

II. ДНЕВНОЙ ЦИКЛ ЖИЗНИ ПОПУЛЯЦИИ СУСЛИКОВ В РАЗНЫЕ ПЕРИОДЫ

Изучение дневного цикла жизни популяции малого суслика охватывает 4 периода: период рождения и вскармливания молодняка (9–16.V.1936 г.), период расселения молодых сусликов (22.V–1.VI.1935 г. и 27.V—2.VI.1936 г.), начало залегания в спячку взрослых самцов (20.VI–2.VII.1935 г.) и массовое залегание взрослых сусликов (11—13.VII.1935 г.). Каждый период наблюдения продолжался не менее 5 полных дней (только в период массового залегания—3 дня) и велись над 15—22 сусликами. Основные исследования проведены во время солнечной жаркой погоды, являющейся типичной для изучаемых периодов. Для сравнения наблюдения проведены и в пасмурные дни. Эти данные изложены отдельно.

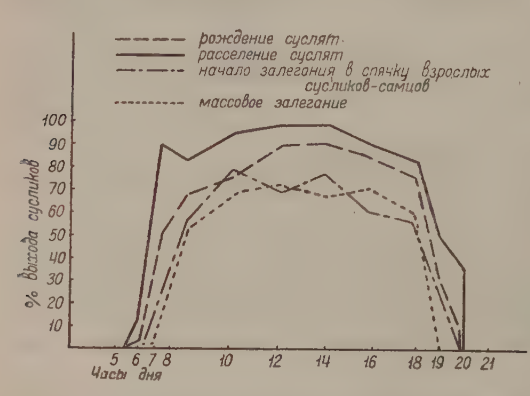


Рис. 1. Дневной цикл жизни сусликов в разные периоды

Результаты наблюдений 1935–1936 гг. представлены в табл. 1 и на рис. 1. Разбирая их, приходим к следующим основным заключениям.

Деятельное состояние сусличного стада продолжается весь летний день от восхода до заката солнца, т. е. 14—15 часов (с 5—7 часов утра до 19—20 часов вечера). Выход сусликов утром (кроме периодов залегания в спячку) происходит очень активно в течение 1 часа (6—7 часов утра) выходит от 52 до 90% всего населения. Вечерний уход в норы совершается значительно медленнее. Количество сусликов на поверхности постепенно уменьшается с 61–90% (16 часов дня) до 36—0% (20 часов). После 20 часов и до 5 час. 10 мин.

5 час. 20 мин. утра суслики из нор не выходят (единичные случаи отмечены только в период расселения суслят).

Таблица 1. Дневной цикл жизни малого суслика в разные периоды

Периоды жизни	Процент выхода сусликов из нор в разные часы дня											
	5	6	7	8	10	12	14	16	18	19	20	21
Рождение суслят (9—16.V.1936 г.)	0	3,1	52,1	68,5	76,3	89,2	89,8	85,5	76,2	33,1	9,2	0
Расселение суслят (22.V—1.VI. 1935 г. и 27.V—2.VI.1936 г.) . .	0	14,4	89	82,4	94,4	97,2	97	89,5	82,2	49,8	36	0
Начало залегания в спячку взрослых самцов (20.VI—2.VII. 1935 г.)	0	1,1	24,4	55,4	78,8	69,4	77,4	69,2	56,4	27,7	0,9	0
Массовое залегание взрослых сусликов (11—13.VII.1935 г.) . .	0	0	15,3	53,3	68,9	73,3	68,9	79	59,9	2,2	0	0

Популяция сусликов наиболее жизнедеятельна в жаркие часы дня, примерно от 10 часов утра до 16 часов дня. В это время из нор выходит от 69—79 (периоды залегания в спячку) до 89—98% сусликов (периоды рождения и расселения молодняка). Характерно, что кривая выхода сусликов из нор между 10 и 16 часами лишена резких колебаний и имеет пологий подъем (от 8 к 10—12 часам) и затем очень небольшое снижение (от 14 к 16 часам). Это говорит о постоянном дружном выходе большинства сусликов. Исключением являются периоды залегания в спячку. Это связано с тем, что в это время обычное поведение сусликов уже резко изменено вследствие очень незначительной подвижности и постепенного угасания активной жизни их (залегание в спячку). Суслики становятся вялыми, мало кормятся и редко выходят из нор. Так, по данным Н. Любомирова (1936) перерывы в выходах из нор залегающих сусликов могут достигать 7 дней и даже 1 месяца.

Наибольшая активность суслиного населения в жаркие часы подтверждается также непосредственными наблюдениями и рядом нижеприведенных данных.

Следует отметить, что этот вывод находится в резком противоречии с большинством литературных данных. Обычно в литературе, посвященной различным видам сусликов, указывается, что в жаркий период дня суслики менее всего деятельны и что максимум выхода сусликов из нор падает на утренние—10 часов (C. pygmaeus — Лебедев, 1925) и отчасти дневные часы (C. fulvus — Е. Орлов, 1929) или на утренние часы и вторую половину дня (C. pygmaeus — Огнев, 1924, Н. Милютин, 1928, П. Свириденко, 1937, C. fulvus — Кашкаров и Лейн-Соколова, 1927; C. rufescens — Тихвинский, 1932, C. eversmanni — М. Зверев, 1929).

Основные причины такого расхождения заключаются, несомненно, в географических (место наблюдения) и видовых различиях. Влияет также длительность и правильная методика наблюдений. Неслучайно, что наиболее сходны с нашими данными результаты массовых опытов Е. Орлова (1929).

В разные периоды дневная жизнедеятельность популяций C. pygmaeus резко различна (рис. 1).

Наиболее активным периодом является расселение молодняка. В этот период суслики начинают выходить на поверхность приблизительно с 5 час. 10—20 мин. утра (14—15%). Между 6 и 7 часами

появляется основная масса сусликов (90—91%—1935 г., 88% —1936 г.). С 7 часов утра до 16 часов дня на поверхности держится почти все суслиное население—от 89—90 до 97—98% (небольшое снижение до 82,4% — отмечено только между 7 и 8 часами утра).

После 16 часов дня численность сусликов постепенно снижается, но даже с 19 до 20 часов вечера на поверхности находится еще 36% популяции. После 20 часов отмечен лишь один случай выхода сусликов (24.V.1936 г.).

Суточная активность популяции сусликов в период расселения молодняка еще раз подтверждает громадную роль этого периода в жизни C. pygmaeus. Эпидемиологическое значение этого периода—увеличение численности и плотности населения, усиление контакта, физиологические особенности организма молодняка и пр.—выяснено работами Н. Калабухова (1929, 1932), Н. Калабухова и В. Раевского (1934, 1935, 1936), И. Тинкера и Н. Калабухова (1934) и т. д.

Здесь необходимо отметить, что значительно повышается активность не только суслят, но и взрослых сусликов. Происходит это, повидимому, благодаря тому, что самки усиленно питаются после выкармливания суслят, самцы начинают подготавливать норы к спячке и также интенсивно кормятся. В то же время начинаются массовые перекочевки всей популяции в низины и балки (Г. Кулеша, 1900, Н. Калабухов и В. Раевский, 1935, Н. Бируля, 1936 и т. д.), причем значительная часть сусликов еще не покидает старых гнездовых нор, а только бегает кормиться вниз по склонам на 200 м и более и часто возвращается обратно (С. Варшавский и К. Крылова, 1938, Ю. Ралль, Флегонтова и Шейкина, 1933 и пр.).

Период рождения суслят отличается от периода расселения значительно меньшей активностью жизни популяции. Суслики появляются на поверхности также с 6 часов, но до 7 часов выходит только 52%, и затем процент выхода медленно повышается, достигая к 12 часам 89—90. Вечерний уход в норы более резкий, от 86—76 (16—18 часов) до 9% (19—20 часов). Жизнедеятельность сусликов снижается в основном за счет беременных самок. Доказательства этого приведены ниже.

В периоды залегания в спячку жизнедеятельность популяции снижена еще больше. В начале залегания лишь 1% сусликов выходит до 6 часов и только к 8 часам (а не к 7 часам, как в другие периоды) появляется 55—56% суслиного стада. Кривая выхода днем резко изломана, уже с 14 часов начинается уменьшение количества C. pygmaeus (16—19 часов—61—28%) и к 20 часам вечера на поверхности отмечается не больше 0,9—1% сусликов.

В разгар залегания взрослых кривая выхода сусликов с 8 до 16 часов в общем сходна с кривой начала залегания, но уход в норы происходит еще быстрее и заканчивается уже к 19 часам (2% вместо 28% в 19 часов предыдущего периода). Выходят суслики утром также позже—начало выхода между 6 и 7 часами (в 7 часов—15% против 89% в период расселения).

Влияние некоторых метеорологических факторов

Жизнедеятельность популяции сусликов в пасмурные дни имеет довольно большие отличия. Сравнивая полученные данные, видим, что в пасмурные дни во все периоды суслики начинают выходить приблизительно на час позже (между 6 и 7 часами). Выход значительно растянут и только к 10—12 часам дня выходит основная масса сусликов (50—64—90%). После 14 часов начинается снижение количества сусликов на поверхности. При этом в период расселения большая часть C. pygmaeus уходит к 18 часам (выходит всего

42—43%) и к 20 часам остается только 4—5%. В период же рождения суслят уже после 17 часов выходит только 9% популяции. Сравнение дневного цикла жизни сусликов в солнечные и пасмурные дни (взяты только периоды рождения и расселения суслят — см. табл. 2) показывает, что в пасмурные дни активность C. pygmaeus меньше (особенно в период рождения суслят) и суслики деятельны 12—14 часов (в солнечные — 15 часов), причем продолжительность наибольшего дневного выхода (условно взят промежуток времени, когда выход сусликов не ниже 70%) не превышает 2—7 часов (в солнечные соответственно 8—11 часов).

Таблица 2. Дневной цикл сусликов в солнечные и пасмурные дни в периоды рождения и расселения суслят

Периоды жизни	Погода	Выход из нор утром	Уход в норы вечером	Продолжительность дневной деятельности	Наибольший выход днем	
					промежуток между часами	его продолжительность
Рождение суслят	Солнечно	5—6 час.	19—20 час.	15 час.	10—18 час. дня	8 час.
	Пасмурно	6—7 »	17—18 »	12 »	12—14 » »	2 часа
Расселение суслят	Солнечно	5—6 »	19—20 »	15 »	7 час. утра— 18 час. дня	11 час.
	Пасмурно	6—7 »	19—20 »	14 »	10 час. утра— 17 час. дня	7 час.

Во время длительных дождей при довольно низкой температуре, ветре и большой облачности суслики вовсе не выходят из нор, что уже неоднократно отмечалось многими авторами. Непродолжительные же, хотя бы и сильные, дожди (даже ливни) только на короткое время заставляют сусликов уйти в норы. Сейчас же по окончании дождя (при солнечной погоде) или 1 — 1,5 часа спустя (при значительной облачности) суслики снова активно пасутся. Особенно верно это для периода жизни C. pygmaeus, начиная с расселения суслят.

Проведенные наблюдения показали, что такие дожди, а также утренние росы (особенно в июне—июле) летом имеют для сусликов очень большое значение. Кормясь после дождей и по утрам увлажненными растениями, суслики в значительной степени пополняют недостаток влаги в пище, образующийся в результате усыхания растительности (С. Варшавский и К. Крылова, 1938).

III. РАЗЛИЧИЯ В ДНЕВНОМ ЦИКЛЕ ЖИЗНИ САМЦОВ, САМОК И МОЛОДЫХ СУСЛЯТ

Имеющиеся данные говорят о резкой разнице в поведении взрослых самцов, самок и молодых сусликов в разные периоды жизни (рис. 2, 3, 4).

Сравнение данных рис. 2, 3 и 4 показывает, что они в общих чертах совпадают с жизнедеятельностью всей популяции (рис. 1). Таким образом, еще раз подтверждается наибольшая активность всех сусликов в жаркие часы дня. Разберем рис. 2—4 в отдельности.

Самцы

Относительно наиболее активны самцы C. pygmaeus в периоды рождения и особенно расселения суслят. В эти периоды выход сам-

цов из нор отмечается сейчас же после восхода солнца, с 5 часов 10—20 минут утра, причем в первый период к 7 часам выходит 55%, а во второй—91% всех самцов. В течение дня до 16 часов основная масса самцов все время выходит на поверхность, усиленно кормится и посещает временные норы (первый период—82—97—91%, второй—85—97—82%). С 16—17 до 19 часов имеем значительное падение количества самцов (с 85—76 до 33—37%) и затем замедленный уход в норы, так что до 20 часов еще пасется 18—36% (рис. 2).

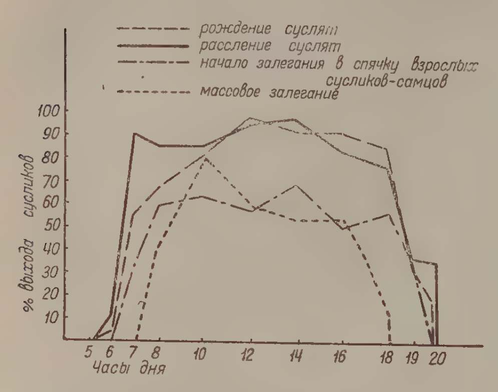


Рис. 2. Дневной цикл жизни взрослых самцов сусликов

Сильно изменяется поведение самцов в период залегания в спячку. В начале залегания самцы начинают выходить между 6 и 7 часами, к 10 часам выходит 63% самцов и после 14 часов уже начинается снижение процента выхода. К 20 часам все самцы уходят в норы.

В период массового залегания активная наземная жизнь самцов еще короче. Начало выхода между 7 и 8 часами, максимум—к 10 часам (до 80%) и затем уже значительное падение. Между 17 и 18 часами отмечается всего 12% самцов. После 18 часов вечера самцы из нор не выходят.

Самки

Анализируя сезонное поведение самок, необходимо особенно отметить период рождения суслят. В это время все самки, участвующие в размножении, делятся на беременных последних стадий и уже родивших. Как показывает рис. 3, поведение тех и других резко отлично. В то время как кормящие самки очень активны и деятельны, беременные — чрезвычайно осторожны. Сравнивая кривые (рис. 3), видим, что выход самок, находящихся в последней стадии беременности, сильно замедляется утром (в 6—7 часов—33% против 68% кормящих). Днем выход беременных не превышает 67—77%, тогда как кормящие самки выходят в основном все (90—100%). Уход в норы беременных заканчивается к 19 часам (18—19 часов—18%), кормящих же—соответственно к 20 часам, причем между 18 и 19 часами еще пасется 45% всех кормящих самок. Продолжительность наибольшего выхода беременных самок днем равна 3—4 часам против 10—11 часов кормящих самок.

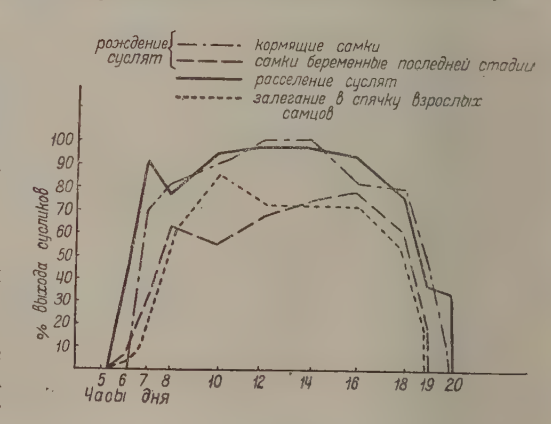


Рис. 3. Дневной цикл жизни взрослых самок сусликов

Необходимо также отметить, что за 2—3 дня перед родами беременные самки почти не выходят из нор или выходят очень мало.

Подтверждением служат следующие цифры открывания гнездовых нор за день самцами и самками в период рождения суслят (норы прикрывались 11 раз в день). Самцы открывают норы в среднем 7 раз в день, самки кормящие—7,5, самки беременные перед родами—3,7 раз в день.

Большую осторожность самок сусликов перед родами отмечают и Лебедев (1925), Ю. Ралль, Флегонтова и Шейкина (1933), для Citellus columbianus—W. Shaw (1925).

В пасмурную погоду многие беременные самки вовсе не выходят на поверхность. По нашим данным, количество таких самок в 1936 г. даже в конце периода рождения доходило до 25% всех подопытных самок. Несомненно, в период массового рождения суслят этот процент значительно выше.

Наоборот, кормящие самки как днем, и так и в часы особенно интенсивного питания (утром и вечером), повидимому, деятельнее самцов (рис. 2—3). Яловые самки по поведению, вероятно, близки к самцам.

Вышеупомянутое поведение беременных самок имеет очень большое значение для практики борьбы. К. Крыловой (1936 и 1937) выяснено, что практически применяемые зоосиды (цианистый водород, сероводород, а также хлорпикрин при температуре ниже +12°) в основном не достигают гнезда суслика, распространяясь по ходам норы не дальше 20—35 см. Кроме того, применение хлорпикрина весной ограничено температурными условиями в норах сусликов, так как хлорпикрин испаряется при температуре не ниже 10—12°, а температура на глубине 1 колена норы в это время не превышает +4° (К. Крылова, 1935). Таким образом, как отмечает К. Крылова, поведение суслика является основным фактором, влияющим на техническую эффективность. Связывая эти данные с тем, что очень часто процент беременности C. pygmaeus достигает 76—98 (С. Варшавский, 1937), а рождение суслят растягивается на 20—30 дней, получаем в разрезе поведения всей популяции мощный фактор, значение которого нельзя недооценивать. Несомненно, учет особенностей поведения сусликов в данный период будет в значительной степени способствовать успешному проведению истребительных мероприятий.

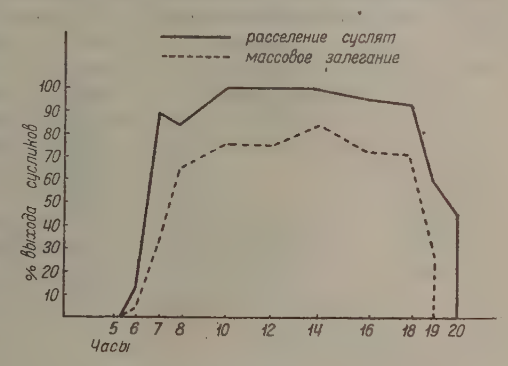


Рис. 4. Дневной цикл жизни молодых сусликов

Период расселения суслят характеризуется очень активной жизнедеятельностью уже всех самок. Поведение их очень сходно с поведением самцов в этот же период и кормящих самок в период рождения суслят. Однако вечерний уход в норы несколько более замедлен, чем у самцов (рис. 2—3).

В период залегания в спячку самцов дневная наземная жизнь самок хотя и менее продолжительна (выходят утром между 6 и 7 часами, уходят вечером к 7 часам), но они пасутся еще очень интенсивно и значительно подвижны (в 10 часов дня 71—85% выхода).

Сравнивая поведение обоих полов, видим, что дневной цикл жизни самок во второй половине весны и летом в общем (исключая последнюю стадию беременности) более интенсивен, чем самцов. Оставаясь на поверхности одинаковое количество часов с самцами,

самки больше кормятся, продолжительность наибольшего выхода их днем в периоды рождения и расселения суслят и залегания в спячку взрослых равна 10, 11 и 6 часам (против 8, 11 и 3—2 часов самцов). Кроме того, во второй половине дня отмечается несколько замедленный уход самок в норы, так как вечерняя кормежка их более значительна.

Основная причина такого поведения самок заключается в необходимости усиленного питания во время выкармливания суслят и затем для накопления жира перед спячкой. К концу выкармливания молодых самки бывают очень худыми. Соответственно и жиронакопление у самок начинается позже, чем у самцов, но затем протекает, повидимому, даже быстрее, так как в начале залегания у самок жира оказывается (по отношению к общему весу) 27,6% против 25,5% самцов (Ю. Сахаров, Н. Семенов и Гришина, 1934). Быстрота этого процесса находится в тесной связи с большей интенсивностью питания.

Молодые суслики

Поведение молодых сусликов также не остается постоянным во все время их активной жизни. В период расселения суслята наиболее жизнедеятельны, и их активность имеет громадное значение для жизни всей популяции сусликов.

Суслята в это время начинают выходить из нор между 5 и 6 часами утра, к 7 часам появляется до 88% всех молодых и затем, до 18 часов, большинство молодняка (83—99%) держится на поверхности. Даже между 19 и 20 часами вечера еще пасется 43% суслят (рис. 4).

В период залегания взрослых сусликов поведение молодых уже иное. Утром молодые C. pygmaeus выходят между 5 и 7 часами (до 5 часов появляется только 1,4%), максимум выхода падает на период 9—18 часов дня, после чего выход снижается. Между 18 и 19 чачами выходит 20—21%; после 19 часов появления молодняка не отмечено (табл. 3).

Таблица 3. Дневной цикл жизни молодых сусликов в разные периоды

Периоды жизни	Выход из нор утром час.	Уход в норы вечером час.	Продолжительность дневной деятельности час.	Продолжительность наибольшего выхода днем час.
Расселение суслят	5—6	7—8	15	11
Залегание в спячку взрослых	5—7	6—7	13,5—14	8—9

Из сопоставления приведенных данных ясно видна большая активность молодняка по сравнению со взрослыми сусликами.

IV. ЖИЗНЕДЕЯТЕЛЬНОСТЬ СУСЛИКОВ В ТЕЧЕНИЕ ДНЯ

Поведение сусликов в течение дня изменяется в разные периоды жизни. Наиболее общими для всех изученных периодов будут следующие черты.

Первые суслики выходят из нор или вскоре после того, как солнце начинает освещать поверхность земли (5 часов 30 минут—6 часов утра), или часом позже (период залегания в спячку—6—7 часов). Выйдя из норы, осмотревшись и заглянув в ближайшие 2—3 временные норы, суслик начинает пастись. Примерно до 8 часов утра подавляющее

большинство сусликов мало передвигается и интенсивно пасется как около гнездовых нор, так и далеко от них, в падинах и понижениях рельефа. Последнее особенно характерно для периодов расселения суслят и залегания в спячку взрослых и объясняется наличием здесь более сочного корма. С 8 часов и особенно с 10 часов до 16—17 часов, т. е. в наиболее жаркое время дня, суслики пасутся на одном месте уже не так долго, больше свистят и бегают в различных направлениях. В эти часы наиболее часто посещаются временные норы, а также происходит чистка и ремонт старых нор и копание новых. С 16—17 часов дня суслики (особенно самки и молодняк) снова меньше бегают и усиленно кормятся. Вечерняя кормежка продолжается до заката солнца. Последние суслики уходят в норы после того, как лучи солнца уже перестают освещать поверхность земли. Только в период расселения единичные особи пасутся некоторое время (10—15 минут) после заката.

Интенсивность кормежек в течение дня

Утренние и вечерние кормежки сусликов настолько интенсивны, что суслики пасутся до 1 часа и до 2 часов, совершенно не заходя в гнездовые и временные норы. Рис. 5 подтверждает это.

Мы видим, что утром (до 8 часов) 64% всех сусликов пасется, совершенно не забегая в норы, до 1 часа (больше 30—40 минут), а 28,7% даже до 2 часов (120 минут и больше) и только 7% пасется меньше 30 минут. Затем с 8 часов очень сильно возрастает (до 74% к 14 часам дня) количество сусликов, пасущихся меньше 30 минут, и одновременно резко падает процент сусликов, кормящихся без захода в норы до 1 часа (к 14 часам дня—11%) и до 2 часов (к 14 часам дня—0%).

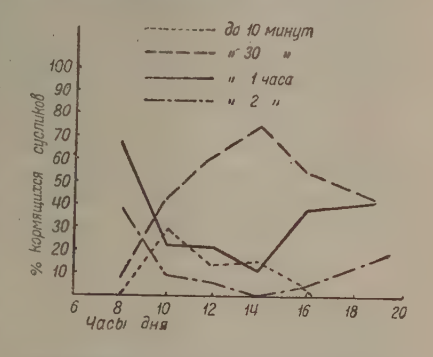


Рис. 5. Длительность пребывания сусликов на поверхности без захода в норы в разные часы дня

Указанное поведение сусликов, несомненно, стоит в тесной связи с общим повышением температуры воздуха и наступлением дневной жары. Непосредственные наблюдения показывают, что в жаркие часы дня пасущиеся суслики придерживаются высоких кустиков молочая (Euphorbia gerardiana и Euph. glareosa?), сибирка (Caragana frutescens), ковылей (Stipa Lessingiana и S. capillata), больших камней, падинок с густой растительностью и прочих тенистых мест. Если учтем, что в конце мая—июне температура воздуха у поверхности, в тени, среди растительности достигает (12—14 часов дня) +32—34°, а на обнаженной почве (курганчики C. pygmaeus) доходит до +45,5° (С. Варшавский и К. Крылова, 1938) и что суслики под прямыми лучами солнца и при температуре выше 41° очень быстро гибнут (Ю. Ралль, 1932), то такое поведение сусликов имеет очень большое значение, так как является терморегулирующим.

Чрезвычайно показательно, что живущий в пустынях юго-западной части США суслик (Citellus tereticaudus) даже ограничен в своем распространении песчаными местами с кустиками мескита (Prosopis sp.). Последние дают тень и возможность суслику пастись во время дневной жары (Ch. Elton, 1927).

В свете этих данных становятся понятными также частые уходы сусликов в норы на короткое время в жаркие часы дня. Н. Калабу-

хов (1929) указывает, что наибольшая температура на дне вертикального колена норы суслика даже во второй половине июля и в августе не больше +22,3° (1928 г. окрестности с. Ремонтного Ростовской области). Согласно К. Крыловой (1938), температура воздуха на глубине первого колена гнездовых нор (80—110 см) и во второй половине июня—начале июля в среднем не превышает +19,5—22° (1935—1936 гг., Тарасовский район). Температура почвы в это время уже на глубине 80 см (гнездо суслика обычно расположено значительно глубже) по сведениям Тарасовской метеорологической станции достигает только +18,4°. Ю. Ралль (1932а) констатирует, что существует определенная зависимость между температурой почвы и температурой гнезда, и разница в температуре колеблется для Волжско-Уральской песчаной степи в пределах 0,5—3°. Нет особенных оснований думать, что эта разница в условиях Тарасовского района будет превышать 3—4° и поэтому температура гнезда во всяком случае не должна быть выше +18—22°. Опыты Н. Калабухова (1929б) с вызыванием летней спячки у малого и желтого сусликов позволили ему прямо утверждать, что «в гнездах Citellus pygmaeus... температура воздуха ниже 22°» (Н. Калабухов, 1929).

Следовательно, суслики, часто уходя в нору, как бы «охлаждаются» в ней, а не бегут из глубоких нор из-за «духоты», как думает Траут (1929), и затем снова могут пастись некоторое время на поверхности, избегая большой потери воды телом и перегрева тела под прикрытием растительности.

Подтверждением сказанному служит еще то, что с понижением температуры во второй половине дня и к вечеру снова возрастает процент сусликов, пасущихся до 1 часа (до 42%) и до 2 часов (16%) и снижается процент кормящихся до 30 минут (с 74 до 42%).

Характерно также, что в пасмурные дни суслики кормятся до 1 часа и больше (не заходя в норы), даже в 12—16 часов дня.

Посещение сусликами временных нор

Меньшая продолжительность кормежек не снижает, однако, жизнедеятельности популяции. На жаркие часы дня, как уже указано, падает наибольший процент посещения сусликами временных нор.

Это, с одной стороны, в значительной степени связано с отмеченным выше более частым уходом в норы для «охлаждения». Если принять за 100% наибольшее количество временных нор, посещенных сусликами за определенный промежуток времени, то получится следующий ряд цифр (табл 4).

Таблица 4. Посещение временных нор сусликами в течение дня в разные периоды жизни

Периоды жизни	Посещение временных нор в часы дня в процентах							
	До 6 час.	6—8 час.	8—10 час.	10—12 час.	12—14 час.	14—16 час.	16—18 час.	18—20 час.
Рождение суслят	0	38,3	66,2	100	64,9	65,2	33,7	13
Расселение суслят	6,5	47,6	100	84,2	85	84,2	27	17,2
Залегание в спячку взрослых	0	22	100	91	63,5	52	24	6

Из таблицы видно, что наибольший процент посещенных нор падает как раз на часы от 8—10 до 14—16 (период рождения сус-

лят—66—100%, расселения—84—100%, залегания—52—100%), а в часы до 8 и после 16 резко снижается (не больше 47% в самый активный период расселения).

Роющая деятельность сусликов

Высокая посещаемость временных нор в указанные часы зависит от интенсивности чистки и рытья нор, от постройки гнезд в это время и пр. В частности, установлено, что 86—90% гнезд суслики строят между 8—9 и 9—10 часами утра. Только 10—15% относится к более поздним часам — 13—15 часов дня — да и то в пасмурные дни. Подтверждает это и кривая (рис. 5), показывающая пребывание сусликов на поверхности до 10 минут.

Максимума эта кривая достигает тоже к 10 часам, в то время как до 8 часов утра она равна 0. Короткие же выходы сусликов связаны с собиранием материала для гнезда и с ремонтом и очисткой ходов норы.

Наибольший процент ремонтируемых и копаемых нор приходится также на жаркие часы (табл. 5). При этом в период рождения суслят максимум нор роется между 10 и 12 часами дня (до 37%), а во время расселения—между 8 и 14 часами (26—28%). Утром, до 8 часов и после 4 часов дня постройка нор резко сокращена (период расселения—до 9,3% и 0,7%) или почти совсем прекращается (период рождения суслят). Характерно, что в период залегания взрослых роющей деятельности сусликов почти не заметно (табл. 5). Аналогичные данные собраны Н. Бирулей (устное сообщение) в 1934 г. в Западном Казахстане.

Таблица 5. Дневная и сезонная динамика роющей деятельности сусликов (C. pygmaeus) в процентах от общего числа наблюденных нор

Периоды жизни	Всего нор за день в %	Роющая деятельность (часы дня) в процентах							
		До 6 час.	6—8 час.	8—10 час.	10—12 час.	12—14 час.	14—16 час.	16—18 час.	18—20 час.
Рождение суслят . . .	100	0	5,9	25,4	37,3	16,4	15	0	0
Расселение суслят . . .	100	0	9,3	25,8	27,5	15,2	13,2	8,3	0.7
Залегание в спячку . .	(по 1—2 случая между 8—10, 10—12, 12—14 и 16—17 часами)								

Наоборот, в период расселения роющая деятельность особенно интенсивна, и суслики за день ремонтируют и копают в 2—3 раза больше нор, чем во время рождения молодняка (см. также Н. Калабухов и В. Раевский, 1936).

Подводя итоги анализу дневного поведения сусликов, повторяем, что суслики наиболее деятельны и активны в жаркие часы дня. Однако более частый уход в норы в эти часы, большая интенсивность роющей деятельности, меньшая интенсивность кормежек, пастьба под прикрытием растительности и прочие факторы часто делают при поверхностном наблюдении сусликов менее заметными. В значительной степени благодаря этому создается впечатление о снижении активности жизни сусликов в середине дня по сравнению с утром и вечером, когда суслики интенсивно пасутся на одном месте, не заходя в норы до 1 и больше часа.

Было бы неправильно на основании этого делать вывод об одинаковом поведении сусликов в различных условиях. Наши исследования проводились в северной половине ареала малого суслика, в районе отрогов Донецкой возвышенности, характеризующемся значительной влажностью и растительностью, типичной для зоны ковыльных степей.

Можно предполагать, что дневное поведение малого суслика в других экологических условиях (например, в полупустынной зоне) будет значительно отличаться от только что описанного.

V. Поведение потревоженных сусликов

Вопрос об осторожности и продолжительности пребывания в норах потревоженных или испуганных сусликов имеет большое практическое значение в связи с приведенными выше (стр. 801) данными К. Крыловой об ограниченности распространения зоосидов в ходах норы, так как выяснение длительности отсиживания потревоженных сусликов может дать более или менее ясное представление о возможной гибели сусликов при оперативных отработках.

Очень интересен этот вопрос и в экологическом отношении, так как отчасти отражает поведение сусликов в обычных условиях, а

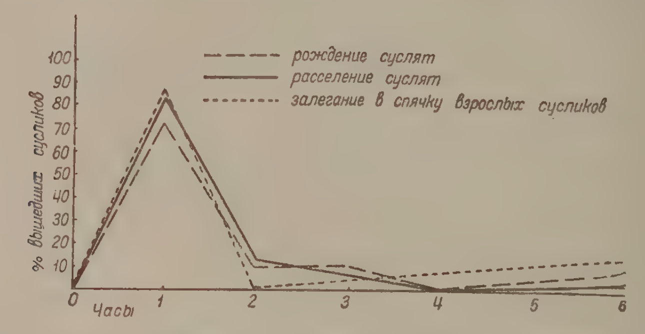


Рис. 6. Отсиживание взрослых сусликов в защитных норах в разные периоды

последнее всегда зависит от жизнедеятельности всей популяции. Изучая поведение потревоженных сусликов, можно с известным приближением говорить о природной осторожности Citellus pygmaeus, о влиянии на нее возраста, периодов жизни, а следовательно, и о динамике смертности от естественных врагов и пр.

Всего (в 1935—1936 гг.) под наблюдениями было 662 суслика, из них взрослых 249 и молодых 413. Наблюдениями охвачены 3 периода: рождение суслят (35 сусликов), расселение суслят (439 сусликов) и залегание взрослых в спячку (188 сусликов).

Взрослые суслики. Материалы, касающиеся взрослых C. pygmaeus, сведены на рис. 6 и 7.

Сравнивая кривые на рисунках, можно сделать следующие выводы.

Длительность пребывания в норах забежавших потревоженных сусликов различна и зависит как от периода жизни C. pygmaeus, так и от характера и строения норы. Во всех наклонных норах исходного типа (Н. Бируля, 1937), имеющих только защитные функции, суслики отсиживаются недолго. Основная масса сусликов 70—83%) выходит из этих нор до 1 часа. Остальные суслики выходят между 1 и 2 часами (11—20%) и лишь немногие особи появляются между 2 и 3 часами 5,6%) и через 4 часа. В разные периоды жизни указан-

ные соотношения меняются довольно мало (в периоды рождения суслят и залегания через 4 часа выходит больше сусликов, до 10—16%), и это постоянство характерно для временных (защитных) наклонных нор, лишенных гнезда (рис. 6).

В гнездовых норах поведение сусликов совсем иное. Длительность пребывания сусликов в указанных норах резко меняется в разные периоды. Особенно показательны в этом отношении гнездовые норы с вертикальным выходом. «Курганчиковые» (с наклонным выходом) гнездовые норы, как это установлено Н. Бирулей (1937), встречаются гораздо реже, так как большая часть их имеет также лишь защитные функции. Поэтому данных для этих гнездовых нор имеется очень немного.

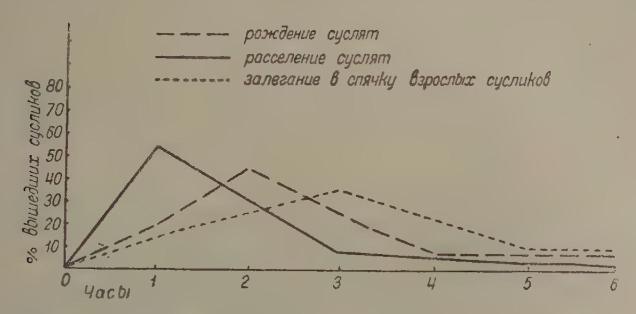


Рис. 7. Отсиживание взрослых сусликов в гнездовых норах в разные периоды

Из рис. 7 видно, что в период расселения молодняка большинство сусликов выходит из гнездовых нор также до 1 часа (52—61%) и затем выход постепенно падает (табл. 6).

Таблица 6. Выход взрослых сусликов из гнездовых нор в разные периоды

Периоды жизни	Всего сусликов	Вышло сусликов в процентах				
		до 1 часа	до 2 час.	до 3 час.	до 4 час.	через 4 часа и больше
Рождение суслят . .	25	20,4	38,6	12,5	14,3	14,2
Расселение суслят .	97	56,6	25,6	12,1	3,2	2,5
Залегание в спячку взрослых	51	18,2	29,8	16,6	12,3	23,1

В период рождения молодняка суслики осторожнее, и значительная часть их выходит между 1 и 2 часами (38—39%). В это время большое количество сусликов появляется и через 4—6 часов.

Беременные самки настолько осторожны, что отсиживаются даже в защитных наклонных норах до 10 часов (самка № 24, 12.V—1936 г.).

Для периода залегания в спячку характерно отсиживание C. pygmaeus в основном до 2—3 часов (до 30%) и 4 часов (12,3%). Около одной четверти сусликов выходят только через 4 часа (не появляются по 5, 9, 15, 21 и 24 часа).

Молодые суслики. В период расселения у большинства суслят фактически еще нет постоянных гнездовых нор, так как материнские норы бросаются, ремонтируются, переделываются и зани-

маются временные и заброшенные норы (Н. Калабухов, 1929, 1932, Н. Калабухов и В. Раевский, 1936, Н. Милютин, 1928, Ю. Ралль, Флегонтова и Шейкина, 1933, Н. Бируля, 1936, С. Варшавский и К. Крылова, 1938). Поведение суслят в это время в различных норах одинаковое и близко к поведению взрослых в защитных норах. Большинство суслят (84—92%) выходит до 1 часа. До 3 часов остается не больше 1,7—4%, и только 1,6% отсиживается больше 4 часов.

К периоду залегания взрослых суслята уже имеют постоянные гнездовые норы и становятся значительно осторожнее. Из гнездовых нор с вертикальным выходом (рис. 8) до 1 часа выходит только 43% забежавших молодых, а остальные появляются до 2—4 часов (27,2—22,2%) и через 4 часа и больше (7,4%).

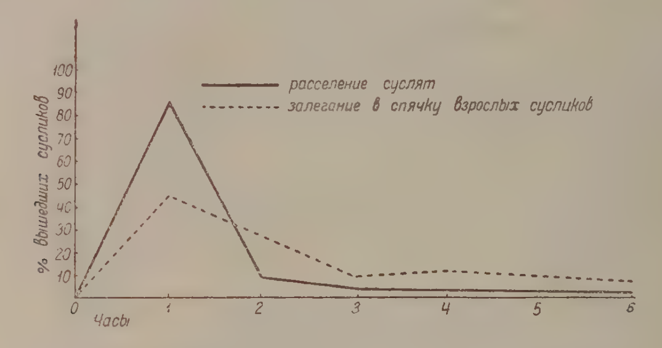


Рис. 8. Отсиживание молодых сусликов в гнездовых норах в разные периоды

Выход из типичных временных (защитных) нор остается таким же, как и в период расселения (рис. 8). Почти не изменяется выход и из «курганчиковых» наклонных нор. Повидимому, эти норы у молодняка в основном являются только защитными.

ЛИТЕРАТУРА

1. Архангельский Н. Н., Материалы к рационализации газовых методов борьбы с сусликами. Рукопись. 1932.—2. Бируля Н., Сборник Научно-исследовательского института зоол. МГУ, № 3, 1936 а.—3. Бируля Н., К вопросу о методе обследования площадей, заселенных сусликами. Рукопись. 1936 б.—4. Бируля Н., Заметки о классификации нор малого суслика. Рукопись. 1937.—5. Варшавский С., Колебания плодовитости малого суслика. В печати. 1937.—6. Варшавский С. и Крылова К., Заметки по экологии малого суслика в северных районах Аз.-Чер. края. Рукопись. 1938.—7. Верещагин В. и Плятер-Плохоцкий К., Якутский суслик и опыты борьбы с ним в Амурском окр. ДВК. Изд. Журн. Путь Д-В крестьянина. 1930.—8. Elton. Ch. Animal Ecology; London, 1927.—9. Зверев М., Извест. Сиб. край стазра, № 3/6, 1929.—10. Калабухов Н., Извест. Гос. микробиол. ин-та, в. 9, Ростов/Д., 1929 а.—11. Калабухов Н., Труды лабор. эксперим. биолог. Московск. зоопарка, т. V, 1929 б.—12. Калабухов Н., Труды по защите растений, IV серия, в. 2, 1932.—13. Калабухов Н. и Раевский В., Вестник микробиол., эпид. и паразитол., т. XIII, в. 3, 1934.—14. Калабухов Н. и Раевский В., Вопросы биоценологии и экологии, в. 2, 1935.—15. Калабухов Н. и Раевский В., Вестник микробиол., эпид. и паразитол., т. XV, в. 1, 1936.—16. Кашкаров Д. и Лейн-Соколова, Экологические наблюдения над туркестанским желтым сусликом. Узб. Стазра. Ташкент, 1927.—17. Крылова К, Сборн. «Сероводород и его применение», 1935.—18. Крылова К., Эффективность сероводорода в разнохарактерных условиях обитания малого суслика в связи с персистентностью газа. Итоги научно-исслед. работ ВИЗР за 1935 г., 1936.—19. Крылова К., Материалы к изучению сероводорода как зоосида. В печати. 1937.—20. Крылова К., Сезонное изменение температуры в норах малого суслика. Рукопись. 1938.—21. Кулеша Г., Отчет о командировке в Самарскую губ. для организации правильной борьбы с сусликами. Изд. «Народная польза», Петербург, 1900.—22. Лебедев Ф., Вестн. микр. и эпид., т. IV в. 3, 1925.—23. Любомиров Н., Годовой отчет Красноярского зоологического пункта, 1936.—24. Милютин Н., Труды 1 Всесоюзн. противочумн. сове-

щания, 1928.—25. Огнев С. И., Грызуны Северного Кавказа. 1924.—26. Орлов Е. И., Желтый суслик. Материалы к познанию фауны Нижнего Поволжья, в. 4, 1929.—27. Ралль Ю., Вестн. микробиол., эпидем. и паразитол., т. XI, в. 1, 1932 а.— 28. Ралль Ю., Вестн. микробиол., эпидем. и паразитол., т. XI, в. 3, 1932 в.— 29. Ралль Ю., Флегонтова и Шейкина, Вестн. микробиол., эпид. и паразит., т. XII, в. 2, 1933.—30. Сахаров Ю., Семенов Н. и Грищина, К вопросу комплексного использования сусликов. Социалистическое зерновое х-во № 2, Саратов, 1934,—31. Свириденко П., Зоологич. журнал, т. XVI, в. 3, 1937.—32. Shaw W. T., Journ. of. Mammalogy, v. 6, № 2, 1925.—33. Тинкер И. и Калабухов Н., Вестн. микробиол, эпид. и паразитол., т. XII, в. 4, 1934.—34. Тихвинский В., Работы Волжско-Камской зональной охот.-промысловой станции, 1932.—35. Траут И., Блохи и прочие эктопаразиты и сожители малого суслика и методы их уничтожения. Материалы к познанию фауны Нижнего Поволжья, 1929.

SEASONAL VARIATIONS OF THE DAILY ACTIVITY CYCLES IN THE GREY GROUND SQUIRREL (CITELLUS PIGMAEUS PALL.)

by S. N. Varshavsky

From the Azof-Tschernomor Institut of plant Protection

Summary

I. The author states the results the results of a study of the daily activity cycles in the grey ground-squirrel (Citellus pygmaeus Pall.). The investigations were carried out in the Northern part of the Ante-Caucasus (Tarasov region of the Rostov district) from May till July, in the years 1935 and 1936.

II. On the ground of investigations performed the author comes to the following conclusions:

1. The activity of the grey ground-squirrel (Citellus pygmaeus Pall.) in the course of the day, during the second part of spring and in summer lasts no less than 14—15 hours.

2. Ground-squirrels are most active from 8—10 o'clock a. m. till 2—4 o'clock p. m. At that time they most frequently visit their temporary burrows, dig and repair the nest burrows, feeding less intensively. In the morning till 8 o'clock and in the evening after 4—5, ground-squirrels are less active, rarely visit theit temporary burrows and feed intensively.

3. In cloudy weather the activity of a ground-squirrel population is seen to diminish, particularly in the morning and evening. They are most active from 10 o'clock a. m. till 2 p. m. (Table 2).

4. During various periods of life, the daily behaviour of ground squirrels differs greately. At the time of the birth of the young the ground-squirrel activity considerably reduced. Although their daily activity lasts 15 hours, the digging activity is 2—3 times lower as compared with the period of the dispersion of the young. The ground squirrels become more wary, remaining hidden in their nest burrows, when disturbed, as long as 2 hours (up to 40 per cent), while 14 per cent stay there over 4 hours (Tables 1; 6, Figs. 3, 7).

5. The greatest degree of caution is shown by pregnant females. They seldom go out of their burrows, and before parturition as well as on cloudy days they do not leave their homes at all. Frightened females stay in their escape burrows as long as 10 hours.

6. The most active period in the ground-squirrel life is that of the dispersion of the young. During this period the population remains active for 15 hours, the duration of the greatest emergence of the animals (when no less than 70 per cent of ground—squirrels leave their burrows) being 10—11 hours (in other periods it fluctuates between 8—9 and 4—6 hours). The animals become less cautions and, on being frightened,

usually remain hidden in their temporary or nest burrows less than one hour (56—84 per cent and 82 – 92 per cent) (Tables 1,6, Fig. 1, 7).

7. With the onset of the period of hibernation the ground-squirrel activity gradually declines. They come out late for feeding, leave early for night sleep and become full of precoutions. Twenty-three per cent of frightened adult ground-squirrels stay in their burrows for 9,15 and 20 hours (Table 1,6, Figs. 1,7).

III. On the ground of the above stated the author deems it necessary to modify the ground-squirrel control measures in such a way that there would be a close coordination between the modes and methods of the struggle against grounds-quirrels and the biology and behaviour of the latter. At the same time the attention is to be chiefly directed on the period of the birth of the young on account of a peculiar distribution of poisons empolyed in the runs of the ground-squirrel burrows (K. Krylova, 1937) and a decrease of those animals activity during that period.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 5

К БИОЛОГИИ РАЗМНОЖЕНИЯ ГОРНОСТАЯ MUSTELA ERMINEA L.

Н. Д. Григорьев

Из работ Волжско-Камской зональной охотпромысловой биостанции

Вопрос о размножении горностая—один из наименее изученных в биологии этого ценного зверька; имеющиеся в литературе данные очень не точны и нуждаются в проверке.

Указанное обстоятельство заставляет нас опубликовать имеющиеся в нашем распоряжении наблюдения, полученные в Казанском зоопарке.

В мае 1934 г. участниками экспедиции Волжско-Камской охотничье-промысловой биостанции было поймано на незатопляемых гривах в низовьях реки Камы несколько выводков горностая, которых доставили в Казанский зоопарк.

В зоопарке горностаи содержались в клетках по нескольку зверьков в каждой. В конце сентября для изучения осенней линьки горностаи были рассажены по одному в отдельные садки.

Двадцатого апреля 1935 г. одна молодая самка (помета 1934 г.) пала (от гангрены челюсти, вызванной порчей зубов и поранениями о металлическую сетку). При вскрытии сотрудником биостанции И. В. Жарковым было обнаружено в ней 11 эмбрионов, имевших длину от 17 до 20 мм.

Этот факт не согласуется с общепринятым мнением о весенней течке горностая[1].

Если допустить даже, что спаривание произошло незадолго до разделения горностаев поодиночке (т. е. в конце сентября), а окончательное формирование зародышей должно было закончиться не ранее чем дней через 10—15, то и в данном случае беременность определяется сроком не менее 7 месяцев. Интересно отметить, что половозрелость у этой самки наступила примерно не позднее чем к 5 месяцам жизни, вернее раньше.

Для уточнения вопросов, связанных с биологией размножения горностая, в условиях Казанского зоопарка нами было сделано следующее наблюдение.

В первых числах января 1937 г., т. е. до начала предполагаемого весеннего гона, в Зоопарк была доставлена самка горностая, над которой были установлены тщательные наблюдения.

Кроме указанной самки, в период ее пребывания в Зоопарке других горностаев не содержалось. В конце апреля 1937 г. можно было заметить, что самка беременна (живот в области пахов казался вздутым). В начале мая она стала усиленно устраивать в домике гнездо из сена и ваты. 11 мая 1937 г., т. е. после содержания ее в неволе около 4 месяцев (122 дня), при уборке клетки были обнаружены три, несколько недоразвитых мертвых детеныша, имевших длину от 35 до 40 мм.

[1] Данный случай приведен в неопубликованной работе И. В. Жаркова (3) и, кроме того, о нем упоминает в печати Строганов (7).

Приводимые факты говорят в пользу того, что у горностая, как у соболя и куницы, течка происходит не весной, а летом или осенью. При этом так же, как и у них, срок беременности продолжительный при наличии латентной стадии развития эмбриона.

И. В. Жарков, ведший стационарное изучение биологии горностая и промысла его в Алексеевском районе Татреспублики в течение промыслового сезона 1934/35 г., в своей неопубликованной работе (3), касаясь размножения горностая, отмечает следующее: «В середине февраля (16.II) отмечены первые парные следы горностая: самец шел по следу самки; то же в конце февраля и в марте, когда суточные районы несколько расширились и местами налегали друг на друга и соседних особей (отмечено впервые 2.III). 8 марта на некоши, близ озер Лопушного, замечено на следах самца, как он в нескольких местах мочился на ходу, широко расставляя лапы; там же была самка; район самца полностью охватывал район самки и значительно превосходил его размерами. Эти наблюдения можно считать за признаки начала гона, по крайней мере как принято считать (см. Зверев), но мы не наблюдали в марте (вплоть до 20-го числа) признаков массового гона, за исключением перечисленных, хотя к концу работы под наблюдением оставалось свыше 2 десятков горностаев».

Любопытно, что и на Дальнем Востоке (остров Б. Шантар), как указывает Дулькейт (2), ранневесеннего гона у горностая не отмечено.

Приведенные наблюдения как бы отрицают наличие у горностая течки в ранневесенний период.

Однако случай рождения горностая в неволе (Германия), описанный Шварцем (8), как будто бы противоречит нашим выводам.

Шварцу в 1932 г. удалось получить приплод от 2 самок, причем от одной из них получен помет и на следующий год. Самцов к самкам он подсаживал в марте (2.III и 13.III) и держал их вместе до середины апреля. Однако спаривания он не наблюдал. Обе самки принесли помет около 5.V, причем у одной из самок детеныши были мертвые.

Весной 1933 г., когда, по мнению автора, наступил брачный период у горностая, к трем самкам (одна взрослая и две молодых из помета 1933 г.) были подсажены самцы. Из них родила лишь одна самка, которая в прошлом году благополучно вырастила молодняк.

Вернее всего предположить, что в первый раз рождение произошло в результате оплодотворения самок еще на воле (одна доставлена в декабре, другая в январе). Во втором случае, если допустить возможность в отдельных случаях наступления половозрелости у горностая на первом году жизни (о чем мы уже говорили выше), то самка могла быть оплодотворена молодым самцом своего выводка, который находился при матери до ноября. Тогда в приводимых сведениях Шварца мы не находим противоречия нашим данным.

Весенние наблюдения парных следов и некоторые как бы изменения в поведении отдельных особей в это время могут быть объяснены наличием у горностая такого же «лжегона», какой, например, отмечен для соболя [Мантейфель (5), бр. Кожанчиковы (4), Дулькейт (2) и др.].

К этому следует добавить, что самец горностая, если не всегда, то и не редко, присутствует вблизи самки с выводком (а может быть, и вместе) и возможно участвует в воспитании молодняка. В пользу этого говорят приводимые ниже наблюдения. Так, например, А. А. Силантьевым (6) указывается случай добычи парочки горностаев из разрытой в лесу норе, где лежало несколько слепых детенышей.

Бекштрем (1) описывает три случая нахождения самца при выводе вместе с самкой, причем самцы, так же как и самки, защищали детенышей. Основываясь на своих наблюдениях, Бекштрем считает вполне достоверным, что самцы наравне с самками несут заботу по воспитанию молодняка.

Охотник из Башкирии К. П. Стариков сообщил нам, что ему однажды удалось встретить выводок горностаев, сопутствуемый двумя взрослыми. При приближении его к выводку один из взрослых (наиболее крупный) убежал, другой же (повидимому, самка) с сердитым стрекотаньем, защищая выводок, стал бросаться под ноги.

Во время экспедиции В.-К биостанции на разлив реки Камы в мае 1934 г. мне удалось найти 6 гнездовых нор горностая, причем в 3 случаях поблизости был обнаружен и самец.

18 мая на лесной гриве, в норе, принадлежащей водяной крысе, при помощи лайки было найдено гнездо горностая, где обнаружено 8 слепых детеныша. Самке удалось убежать. Не желая губить выводка, мы оставили молодых в одном из отнорков. На следующий день, возле этой норы был пойман горностай-самец, который был снят волосяной петлей с дерева, куда его загнала собака. Отнорок, в котором накануне были оставлены молодые, был пуст. Разрывая нору, нам удалось их найти в других отнорках, по одному в каждом (всего 8). Во время раскопки норы самка все время находилась в ней, перебегая из хода в ход, но затем выскочила, издавая сердитое стрекотанье и отвлекая этим внимание собаки от норы. Самку, так же как и самца, при тех же обстоятельствах удалось поймать живой.

22 мая уже в другом месте собаке снова удалось найти горностая и загнать его на дерево. Под этим деревом, у густо разросшегося куста тальника, была нора водяной крысы, занятая горностаем. Спугнутый с дерева горностай, оказавшийся самцом, был задушен собакой. При разрывании норы выскочила самка, которую поймать не удалось, так как она укрылась в отверстии под корнями дуба. В одном из отнорков нашли 2 маленьких горностайчиков, которых оставили в покое, и рыть дальше не стали. На другой день никого не оказалось. Самка переселилась в другое место, видимо, перенесла туда и детенышей.

В третий раз лайка, разрывая нору, сначала выпугнула самца, а затем поймала и самку.

Во всех трех случаях встречи самца вместе или вблизи самки гнездо с выводком находилось в земляной норе. Когда же гнездо помещалось в дупле, самца обнаружить не удалось. Возможно, что самец находился неподалеку в подобном же дупле или в норе.

Шесть гнездовых нор с выводками нами были найдены в период между 18 и 24 мая. В пяти выводках детеныши были еще не прозревшими. Описание детенышей горностая и нор приведено в упоминаемой работе Жаркова (3).

Следует попутно указать, что рождение молодых в условиях Волжско-Камского края происходит в конце апреля или начале мая с некоторыми отклонениями в сроке в различные годы.

Самка горностая, пойманная Жарковым 3.III.1935 г., признаков течки и следов зачатия не имела, что можно было установить без специальных приемов исследования.

Однако среди множества тушек горностая, вскрытых на В.-К. биостанции в течение промыслового сезона 1930/31 г. для изучения питания, у одной самки, добытой в начале марта 1931 г., было обнаружено 9 эмбрионов длиной около 20 мм.

Уточнение сроков продолжительности беременности горностая должно быть предметом дальнейших наблюдений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Бекштрем Э., Природа и соц. хоз-во, № 9—10, 1931.—2. Дулькейт Г. Л., Известия Тихоокеанской научно-промысловой станции, т. III, в. 3, 1929.—3. Жарков И. В., Биология и промысел горностая в Татре публике. Рукопись 1935 г. в материалах Волж.-Кам. о.-пром. биостанции.—4. Кожанчиковы Л. и И., Ежег. Гос. музея им. Мартьянова в Минусинске, т. II, в. 2, 1924.—5. Мантейфель П. А., Соболь, Когиз, 1934.—6. Силантьев, Сборн. естественно-историч., описан. имений Пады, под ред. проф. Докучаева, 1894.—7. Строганов С. М., Зоологический журнал, т. XVI, в. 1, 1937.—8. Шварц Л., Обзор инпрессы 1934 г., № 5/13, Главпушнина ВНИПО.

OH THE REPRODUCTION OF THE STOAT (MUSTELA ERMINEA)

by N. D. Grigoriev

(Wolga-Kama biological Station)

The author describes the automnal or possibly the summer mating period of stoat's (Mustela erminea). A young female of stoat born in psring of 1934, was kept from October 1934 in an isolated cage. The animal died and was dissected on the 20 th of April 1935; therewere discovered 11 embryos.

Another female transmitted to zoo in January 1937 had on the 11th of May a parturition. Investigators who studied the behavior of stoats in the natural conditions did not notice any change in stoat's activity that would point out the period of mating in spring.

The author describes also some cases of the occurance of males near the burrows of females and their youngs. Probably the males remain with the fomales during the period of bringing up the youngs.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 5

К ВОПРОСУ ОБ ИЗМЕНЕНИЯХ В ЖИВОТНОМ НАСЕЛЕНИИ СТЕПИ ПОД ВЛИЯНИЕМ АГРОКУЛЬТУРЫ

И. Д. Иваненко

(Из кафедры зоологии Бердянского государственного учительского института)

Животное население того или иного района под влиянием хозяйственной деятельности человека, как известно, претерпевает довольно большие изменения. В районах высокой агрокультуры, где почвы сплошь распаханы и где огромные пространства заняты монокультурами, многие виды животных уже полностью вытеснены, а некоторые или находятся на пути к вытеснению, или, наоборот, увеличиваются численно и становятся доминирующими.

Однако работ, посвященных всем этим изменениям животного населения, еще нет. До сих пор в литературе есть только общие замечания о роли человека в жизни природы. А. Н. Формозов (58) об отсутствии такого рода работ говорит: «Значение в жизни фауны так называемых «антропокультурных факторов» у нас никогда еще не служило предметом специального исследования, хотя оно представляет большой практический и теоретический интерес». «У огромного большинства зоологов существовала (и до сих пор существует) бессознательная, а иногда и сознательная неприязнь к работе на хозяйственных угодьях, сильнейшая тяга к «нетронутой», «девственной» природе, наименее «искаженной» «влиянием человека».

«А между тем надо спешить», говорил А. А. Браунер еще в 1914 г. (4).

Животное население степи меняется очень быстро под влиянием хозяйственной деятельности человека и особенно при современном социалистическом хозяйстве с его мощной техникой и высокими организационными особенностями. То, что сегодня еще может быть констатировано как факт, способствующий выяснению определенных закономерностей, в ближайшем будущем может отсутствовать, может быть утеряно для науки. Таким образом, промедление с изучением изменений в животном населении степи под влиянием агрокультурной деятельности человека не может не сказаться отрицательно на развитии науки.

Учитывая это, автор еще с 1932 г. поставил одной из своих задач выяснить, в каком направлении изменяется население позвоночных животных приморской степи УССР под влиянием агрокультурной деятельности человека. С этой целью в течение 1932—1936 гг. проводились соответствующие наблюдения и количественный учет позвоночных в Аскании-Нова, на островах и полуостровах Сиваша (территория Азовско-Сивашских госзаповедников), на Чонгарском полуострове, в окрестностях города Геническа и на территории Акимовского и Н.-Сирогожского районов. В Аскании-Нова в течение 1932—1933 гг. проводились стационарные наблюдения на угодьях, используемых и не используемых человеком. Были взяты заповедные целины, выпасы по целине, 6—7-летние перелоги, посевы озимых и посевы яровых культур. При этом преследовалось, чтобы взятые угодья были как можно больше удалены одно от другого.

Указанные угодья были взяты неслучайно. Предполагалось сравнением особенностей животного населения на каждом из них выяснить направление изменений в населении позвоночных в зависимости от степени использования территории сельским хозяйством. Сейчас уже собран материал, изложение которого здесь не может не представлять определенного интереса.

КРАТКОЕ ОПИСАНИЕ УГОДИЙ

Как известно, распределение видов по стациям объясняется соотношением экологических особенностей среды и биологических свойств видов. Поэтому вначале считаю необходимым кратко остановиться на описании тех стаций, где проводились наблюдения и количественный учет, причем во избежание возможных (излишних) возражений относительно терминологии слово «стации» буду заменять словом «угодья», взяв этот термин из сельскохозяйственной литературы. Считаю, что в данном случае эти термины означают одно и то же.

1. Заповедная степь Аскания-Нова. Урочище «Профиль». Это целина, никогда не паханная человеком. Рельеф местности — равнина. На месте, где проводились наблюдения, имеется только один небольшой под в диаметре до 600 м и несколько маленьких блюдцеобразных понижений. На общем фоне равнины эти понижения почти незаметны.

За исключением пода, по всему заповеднику раскиданы маленькие холмики — байбаковины, высотой 60—70 см и в диаметре основания от 3 до 6 м. Почва здесь очень твердая, прикрытая сверху слоем мертвого покрова толщиной 1—2 см, а в некоторых местах даже 7—8 см. Плотность почвы и подпочвы такова, что позволяет норам роющих животных оставаться неразрушенными на протяжении нескольких лет, даже если там нет обитателей. Благодаря этой особенности почвы на заповеднике всегда насчитывается огромное количество выходов нор. На некоторых участках количество выходов нор, по нашим наблюдениям и по данным А. А. Браунера (2), доходит до 40000 на 1 га. Наличием такого большого количества выходов нор и целого лабиринта подземных ходов, вырытых, главным образом, мышевидными грызунами, создаются благоприятные условия существования для целого ряда видов, которые самостоятельно почти неспособны рыть. Растительность на заповеднике сравнительно с таковой на других угодьях имеет свои особенности.

К концу июля большинство растений кончает свой вегетационный период, засыхает, и тогда весь заповедник приобретает серобурый аспект. Только в конце августа и в сентябре, с наступлением дождливого времени, некоторые растения снова начинают зеленеть. Растительность на заповеднике не косится и не выпасается, в результате чего здесь всегда стоит густой старник (мертвые стебли растений).

2. Выпасы. Это целина, сильно выбитая скотом. В отношении рельефа место совершенно ровное. Байбаковины, находящиеся на выпасе, сильно разбиты, растоптаны животными. Почва утоптанная скотом. Количество нор мышевидных грызунов здесь гораздо меньше, чем на заповеднике, так как нежилые норы притаптываются ногами крупного скота. Влияние пасущихся животных особенно сильно сказывается при их хождении на выпасах после продолжительных весенних и осенних дождей. Растительность на выпасах сильно угнетенная, выедена скотом. Некоторые виды растений, встречающиеся на заповедной целине, здесь отсутствуют.

В зависимости от степени выпасаемости, растительность на выпасах не везде одинакова. Так, например, возле хутора «Камыш» в

Аскании-Нова по мере продвижения от скотских сараев до заповедной целины ясно видны различия в видовом и количественном составе растительности. Сразу возле сарая, где скот ходит наиболее часто, растительность уже потеряла свой целинный характер. Здесь преобладает лебеда (Atriplex), пастушья сумка (Capsella bursa pastoris), Ceratocarpus sp. и др.

На расстоянии 600—700 м от сарая преобладающими будут Poa bulbosa var. vivipasa, Festuca sulcata, Agropyrum ramosum, Echinospermum patulum, Artemisia austriaca и др., а дальше от сарая на расстоянии 1,5 км и до заповедной целины—растительный покров иной, здесь аспект создают Stipa capillata, S. Lessingiana, S. Ucrainica, Agropyrum ramosum и др.

3. Перелог. Наблюдения проводились на большом массиве 6—7-летних перелогов (площадь свыше 500 га), расположенных рядом с землями Аскании-Нова и принадлежавших одному из животноводческих совхозов. Площадь под перелогами ровная. Из понижений есть только несколько маленьких блюдцеобразных западин; из возвышений—2—3 небольших кургана. Почва слежавшаяся, но не утоптанная. Структура почвы крупнозернистая. На протяжении 6—7 лет вся площадь перелогов хозяйственно не использовалась. Только во второй половине лета иногда проходили небольшие стада крупного рогатого скота. В результате всего этого почвы на перелогах своей плотностью и структурой вполне соответствовали потребностям роющих животных.

Растительность на перелогах сильно отличается от растительности на целинах как своим видовым и количественным составом, так и развитием отдельных растений. Здесь совсем еще отсутствуют характерные для целины ковыли (Stipa) и овсянина (Festuca sulcata).

Всю зиму и летом на перелогах стоит сравнительно густой высокий старник. Наличие старника имеет большое значение для жизни животных в зимний период. Снег зимой здесь задерживается, не сносится ветром, а под снегом лучше себя чувствуют зимующие мелкие млекопитающие.

4. Посев озимой пшеницы. Наблюдения проводились на массиве возле хутора «Молочный» в Аскании-Нова. Массив пшеницы расположен рядом с перелогами. Для животных, живущих на перелогах, нет никаких препятствий переходить на посев. Пшеница посеяна в 1931 г. на чистом черном пару, повидимому, очень хорошо сделанному, так как сорняков, несмотря на соседство перелогов, было сравнительно мало. В 1933 г. пару предшествовал посев зерновых культур. По оценке специалистов с зимы пшеница вышла в состоянии выше среднего. Благодаря обилию осадков в 1932 г. растения развивались довольно быстро. В середине мая уже был травостой 40—45 см, 14 июля пшеница была скошена и оставалась лежать маленькими кучками «валками» до 19 июля. 26 июля хлеб был вывезен. После уборки урожая на стерне оказалось довольно значительное количество колосьев и высыпавшихся зерен, что имело значение для зерноядных птиц и для грызунов.

Почвы на этом угодье были более или менее равномерно слежавшиеся, но не рыхлые. В засушливое время (июнь) здесь было большое количество трещин, в которых могли прятаться мыши, землеройки и крупные жуки (Blaps, Prosodes, Carabus и др.). До уборки урожая роющей деятельности грызунов на пшенице не наблюдалось, за исключением того края площади, который примыкал к перелогам.

5. Посев ячменя. Этот участок расположен возле хутора «Молочный» от озимой пшеницы на расстоянии 2—2,5 км. Площадь посева около 50 га. С разных сторон к посеву примыкает сенокос на целине, посев озимой пшеницы и посевы других яровых культур.

В предыдущий 1931 год площадь была занята под баштаном. Вспашка была сделана весной 1932 г. Почва здесь все лето была рыхлая, не уплотненная. Даже такие землерои, как жаба зеленая (Bufo viridis) и чесночница (Pelobates fuscus), могли рыть себе неглубокие норки.

После уборки ячменя на стерне осталось большое количество колосьев. Оставшиеся колосья долгое время служили приманкой на стерню мелких мышевидных грызунов и жаворонков, державшихся до этого на сеноскосных угодьях.

ПОЗВОНОЧНЫЕ ЖИВОТНЫЕ РАЙОНА И ИХ ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ

Из видов позвоночных животных, которых указывают А. А. Браунер (2), С. И Огнев (37), Н. И. Дергунов (1,), А. М. Никольский (34), Н. В. Шарлемань (63) и др., автору в открытой степи встречались только следующие виды:

Амфибии:

1. Жаба зеленая (Bufo viridis Laur).
2. Чесночница [Pelobates fuscus (Laur)].

Рептилии:

3. Ящерица прыткая (Lacerta agilis L.).
4. Уж обыкновенный [Natrix natrix (L.)].
5. Медянка (Coronella austriaca Laur).
6. Желтобрюх [Elaphe quatuorlineatus (Laca.)].
7. Гадюка степная [Vipera renardi (Christ.)].

Птицы:

8. Орел степной (Aquila nipal nsis orientalis Cab.).
9. Лунь болотный [Circus aeruginosus (L.)].
10. Лунь степной (Circus pallidus Sykes.).
11. Пустельга степная (Cerchneis naumanni (Fleisch.).
12. Пустельга обыкновенная [(Cerchneis tinnunculus (L.)].
13. Кобчик [Erythropus vespertinus (L.)].
14. Перепел (Coturnix communis Bonnat).
15. Жаворонок степной (Melanocorypha calandra L.).
16. Жаворонок полевой (Alauda arvensis L.).
17. Жаворонок короткопалый (Calandrella brachidactila Leisch.).
18. Жаворонок малый [Calandrella minor (Cab.)].
19. Конек степной [Anthus campestris (L.)].
20. Овсянка-просянка (Emberiza miliaria L.).

Млекопитающие:

21. Землеройка-крымская белозубка (Crocidura suaveolens Pall.).
22. Еж южный (Erinaceus rumanicus Barr.-Ham.).
23. Лиса степная (Vulpes vulpes L.).
24. Хорь степной [Putorius eversmanni (Less.)].
25. Ласка (Mustela nivalis L.)
26. Заяц (Lepus europaeus Pall.).
27. Тушканчик (Allactaga saliens Gm.).
28. Мышевка (Sicysta nordmanni Keys. et. Blas.).
29. Суслик малый (Cittelus pygmaeus Pall.).
30. Мышь курганчиковая (Mus musculus hortulanus Nordm.).
31. Полевка общественная (Microtus socialis Pall.).
32. Хомяк обыкновенный (Cricetus cricetus L.).
33. Хомячок серый (Cricetulus migratorius Pall.).

Таким образом, всего 33 вида. Что касается птиц, живущих на подах или связанных больше с парками и человеческими поселениями (утки, кулики, плиски, славки, сорокопуты и пр.), то они здесь не учитываются, потому что для сути вопроса существенного значения не имеют.

Из перечисленных видов, встречающихся в пределах района, на территории Аскании-Нова не найден только один вид Elaphe quatuorlineatus. Этот полоз встречался только на островах и полуостровах Сиваша. Остальные 32 вида по вышеописанным угодьям распределяются следующим образом:

1. На заповедной целине наблюдалось 32 вида[1].
2. На 6—7-летних перелогах 30 видов:
3. На выпасах 26 видов.
4. На посеве озимой пшеницы 19 видов.
5. На посеве ячменя 18 видов.

Таким образом, наибольшее количество видов встречается на заповедной целине, а наименьшее количество на пахотных угодьях. Чем это можно объяснить? Согласно нашим наблюдениям за степью и ее животными, а также согласно литературным данным об экологических особенностях животных открытых степных пространств [R. Hesse (16), А. Н. Формозов (56), Е. Г. Решетник (50), И. Д. Иваненко (18, 20), Угрюмый (55), Д. Н. Кашкаров (29) и др.] это можно объяснить главным образом особенностями почв и растительности угодий. Почва и растительность на заповеднике и на перелогах по отношению к животным будут наболее оптимальными. Здесь, как указано выше, количество видов растений и особенности их вегетации, а также густота травостоя позволяют животным в течение года находить необходимую пищу и убежище. В почве всегда имеется огромное количество нор (до 40000 на 1 га), ходы которых образуют под землей большие сложные лабиринты, что имеет огромное значение для всех мелких млекопитающих, а также для рептилий и амфибий степи.

Совершенно иная картина в этом отношении наблюдается на пахотных угодьях. Здесь растительность более однообразна (монокультуры) и притом в наличии сравнительно короткое время—до уборки. Норы также недолговременны—скоро разрушаются пахотой. Подобное видим и на выпасах: растительность сильно угнетена, а норы притаптываются скотом. Для большей наглядности все это по отношению к землероям и фитофагам можно сопоставить в виде табл. 1.

ПЛОТНОСТЬ НАСЕЛЕНИЯ ПОЗВОНОЧНЫХ ПО УГОДЬЯМ

Для выяснения плотности населения позвоночных нами проводился количественный учет в течение 1932—1933 гг. Методы учета по отношению к отдельным видам и группам видов применялись те же, которые автор указывает в работе о ценотических системах позвоночных целин Аскании-Нова (18). Количество тех видов, которых нам не удавалось учесть на единицу площади, определялось по их встречаемости или по частоте попадания в капканчики и ловчие ямы, причем частоту встречаемости и попадания животных в капканчики на заповедной целине мы считали за некоторую единицу, за условную норму, а то, что наблюдалось на других угодьях, только сравнивалось с этой нормой. В приведенных ниже таблицах количественного состава на отдельных угодьях норма указывается буквой Н, и отклонения в ту или иную сторону знаком + или —. Если отклонение очень большое в положительную сторону к букве Н прибавляется ++, а если в отрицательную сторону соответственно ——. Результаты учета (среднее из проведенных учетов и наблюдений) по отдельным угодьям следующие:

---

[1] Названия встречавшихся видов см. в таблицах 2, 3, 4, 5 и 6.

Таблица 1

№ п. п.	Название угодий	Особенности почв на разных угодьях по отношению к роющим животным		Особенности растительности, как трофической базы и экотопического фактора по отношению к позвоночным животным	
		положительные	отрицательные	положительные	отрицательные
1	Заповедная целина	Благодаря плотности норы могут оставаться не разрушенными на протяжении многих лет. Этим пользуются нероющие амфибии и рептилии	Невозможность рыть норы для таких животных, как амфибии и рептилии	Наличие всех растений, употребляемых в пищу на протяжении первой половины лета. Густота травостоя позволяет скрываться от врагов с воздуха (от птиц)	Высыхание всех съедобных растений во второй половине лета. Возможность быть всегда подкарауленными и схваченными наземными хищниками (лисица, хорь, еж и др.)
2	Выпасы на целине	То же	Постоянное притаптывание нор мышевидных грызунов ногами пасущихся животных (норы сусликов и тушканчиков не разрушаются)	В первую половину лета наличие необходимых пищевых растений. Невозможность быть подкарауленными наземными хищниками (лисица, хорь, еж и др.)	Почти полное отсутствие во второй половине лета зеленой съедобной растительности. Слабо развитая растительность увеличивает вероятность быть уничтоженными воздушными врагами (птицы)
3	6—7-летние перелоги	Благодаря наличию трещин, зернистой структуре и небольшой плотности легкое рытье нор	—	Наличие всех съедобных растений. Возможность укрыться от врагов с воздуха. Задержка снега зимой (для грызунов наличие снежного покрова имеет большое значение)	Большая вероятность быть подкарауленными наземными хищниками
4	Озимая пшеница	Легкость рытья нор	Неустойчивость нор благодаря рыхлости почв в осенний период времени, т. е. сразу после посева	До созревания обилие корма для грызунов, а после созревания и для птиц	Однообразие корма. С мая густота травостоя затрудняет взлет для птиц и увеличивает опасность быть подкарауленными наземными хищниками
5	Посев ячменя	Легкость рытья нор. Даже амфибии способны рыть	Большая неустойчивость нор (благодаря рыхлости почвы)	То же	То же

А. Заповедная целина. Учет проведен 8 раз в течение лета 1932 г. (табл. 2).

Из таблицы видно, что на заповедной целине в количественном отношении преобладают амфибии, ящерицы, жаворонки (Melanocorypha calandra и Alauda arvensis), просянки и суслики.

Б. Выпасы на целине. Учет проведен пять раз (1932) в зоне средней выпасаемости (см. описание угодий), где из растений преобладают Poa bulbosa, Festuca sulcata, Artemisia austriaca, Echinospermum potulum и др. (табл. 3).

Здесь много тех видов, которые живут на заповедной целине. Однако количество особей на единице площади иное. В то время как амфибии, ящерицы, степной и полевой жаворонки, просянки и полевки уменьшаются в числе, суслики и жаворонки рода Calandrella, наоборот, увеличиваются. Часть видов, обыкновенных для заповедника, здесь совсем не найдена (Coronella austriaca, Natrix natrix, Crocidura suaveolens, Erinaceus rumanicus, Cricetus cricetus).

В. 6—7-летние перелоги. Учет проведен 6 раз в течение лета 1932 г. (табл. 4).

Видовой состав на перелогах несколько сходен с тем, что наблюдается на заповеднике. Из видов, живущих на заповедной целине, здесь отсутствует только Coronella austriaca и Allactaga saliens, но в количественном составе имеется специфичность. Наблюдается уменьшение ящериц и жаворонков (Melanocorypha calandra и Alauda arvensis), а количество мышевидных грызунов и перепелов увеличивается.

Г. Посев озимой пшеницы. Учет проведен 6 раз. Количественный состав следующий (табл. 5).

Как показывает таблица, на этом угодье, несмотря на его расположение рядом с перелогами, состав животных как в видовом, так и в количественном отношении отличается от такового на всех предыдущих угодьях. Из 32 видов, живущих на заповедной целине, здесь отсутствуют 13 видов. В количественном отношении преобладают жабы, перепела и полевые жаворонки. Наличие большего количества полевок и мышей до уборки урожая, повидимому, объясняется тем, что они временно заходят с перелогов, так как норы их до уборки встречаются на пшенице очень редко. Только в конце июля наблюдается массовое переселение мышевидных грызунов на стерню.

Д. Посев ячменя. Учет животных на этом угодье проведен 5 раз. Первый раз сразу после посева и последний раз через 8 дней после вывоза урожая. Результаты учета следующие (табл. 6).

Количество видов на посеве ячменя еще меньше, чем на посеве озимой пшеницы. Численно преобладают жабы и жаворонки (за исключением одного вида — Calandrella minor, который до уборки почти не встречается). Наличие на ячмене значительного количества грызунов до уборки урожая и здесь, так же как и на посеве озимой пшеницы, следует объяснять кочевкой их с сенокосов, расположенных рядом с посевом.

Если теперь сравнить данные количественных учетов на агрокультурных угодьях с тем, что имеется на заповедной целине, то увидим:

1. На выпасах по сравнению с заповедной целиной наблюдается увеличение численности только сусликов и жаворонков рода Calandrella. Все остальные виды количеством особей уменьшаются.

2. На посевах увеличивается количество амфибий. Из птиц преобладают полевые жаворонки и перепела. В период высокого травостоя на посевах держатся зайцы в большем количестве, чем на других угодьях степи. Все остальные виды количеством особей

Таблица 2. Количественный состав видов на заповедной целине

№ по пор.	Название видов	Количество			Сравнит. количество для видов, не учтен. на един. площади	Динамика количества на данном угодье
		на 1 га	на 3 га	на 100 га		
	Амфибии					
1	Bufo viridis	7	20—22	—	—	В 1932 г. к июлю постепенное уменьшение, а в конце июля резкое увеличение за счет молоди. В 1933 г. уменьшение к осени. 1932 г. — мало. В 1933 г. резкое увеличение к концу июля
2	Pelobates fuscus	—	—	—	Н	
	Рептилии					
3	Lacerta agilis	2—4	70—80	—	—	Постепенное уменьшение к августу. С августа резкое увеличение за счет приплода
4	Natrix natrix	—	—	—	Н	Динамика не изучена
5	Coronella austriaca	—	—	—	Н	
6	Elaphe quatuorlineatus	—	—	—	Не найден	То же
7	Vipera renardi	—	—	—	Н	»
	Птицы					
8	Aquila nipalensis orientalis	—	—	—	Н	На 2—3 тыс. га целины не более 1 пары
9	Circus aeruginosus	—	—	—	Н	Большое увеличение во время пролетов. Гнездятся в поду и на прудах
10	Circus pallidus	—	—	—	Н	Много во время пролетов. На гнездовье в районе не найден

№ по пор.	Название видов	Количество			Сравнит. количество для видов, не учтен. на един. площади	Динамика количества на данном угодье
		на 1 га	на 3 га	на 100 га		
11	Cerchneis naumanni	—	—	—	Н	Гнездится в парках. Много во время пролетов
12	Cerchneis tinnunculus	—	—	—	Н	То же
13	Erythropus vespertinus	—	—	—	Н	»
14	Coturnix communis	—	—	—	Н	Увеличение во время пролетов
15	Melanocorypha calandra	—	8	—	—	Увеличение к июлю. Откочевка к осени
16	Alauda arvensis	—	9	—	—	Много весной. К августу откочевывают
17	Calandrella brachidactila	—	—	—	Н	Колебаний не заметно
18	Calandrella minor	—	—	—	Н	То же
19	Anthus campestris	—	—	—	Н	Увеличивается на пролетах
20	Emberiza miliaria	—	—	6—8	—	Динамика не изучена
	Млекопитающие					
21	Crocidura suaveolens	—	—	—	Н	—
22	Erinaceus rumanicus	—	—	0—1	—	Колебаний не заметно
23	Vulpes vulpes	—	—	2—3	—	Увеличение к осени
24	Putorius eversmanni	—	—	1—2	—	Колебаний не заметно
25	Mustela nivalis	—	—	—	Н	
26	Lepus europaeus	—	—	0—1	—	Большое увеличение зимою
27	Allactaga saliens	—	—	0—1	—	Колебаний не заметно
28	Sicysta nordmanni	—	0—1	—	—	Динамика не изучена
29	Citellus pygmaeus	—	—	10—14	—	То же
30	Mus musculus hortulanus	—	—	—	Н	В 1933 г. не найдено. Очень много осенью 1932 г.
31	Microtus socialis	—	—	—	Н	В 1933 г. мало
32	Cricetus cricetus	—	—	—	Н	То же
33	Cricetulus migratorius	—	—	—	Н	Динамика не изучена

Таблица 3. Количественный состав видов на выпасах (целина)

№ по пор.	Название видов	Количество			Сравнит. количество для видов, не учтен. на един. площади	Динамика количества на данном угодье
		на 1 га	на 3 га	на 100 га		
	Амфибии					
1	Bufo viridis	4—6	—	—	—	1932 г. Увеличение количества к середине июля за счет приплода. В 1933 г. увеличения не наблюдалось
2	Pelobates fuscus	—	—	—	Н — —	Динамика не изучена
	Рептилии					
3	Lacerta agilis	2—4	—	—	—	Уменьшение к концу июля. Увеличение до конца июля за счет вылупившихся молодых. Весной увеличение за счет прикочевавших
4	Natrix natrix	—	—	—	Не найден	То же
5	Coronella austriaca	—	—	—	То же	—
6	Elaphe quatuorlineatus	—	—	—	»	—
7	Vipera renardi	—	—	—	Н	—
	Птицы					
8	Aquila nipalensis orientalis	—	—	—	—	Залетает с заповедника
9	Circus aeruginosus	—	—	—	Н+	Залетает
10	Circus pallidus	—	—	—	Н+	»
11	Cerchneis naumanni	—	—	—	Н+	»
12	Cerchneis tinnunculus	—	—	—	Н+	»
13	Erythropus vespertinus	—	—	—	Н+	»
14	Coturnix communis	—	—	—	—	Наблюдается во время пролетов

Продолжение таблицы 3

№ по пор.	Название видов	Количество на 1 га	на 3 га	на 100 га	Сравнит. количество для видов, не учтен. на един. площади	Динамика количества на данном угодье
15	Melanocorypha calandra	—	4—6	—	—	К началу июля увеличение за счет прикочевавших
16	Alauda arvensis	—	5—6	—	—	К началу июля увеличение за счет прикочевавших
17	Calandrella brachidactila	—	20—45	—	—	Большое увеличение к июлю за счет приплода
18	Calandrella minor	—				—
19	Anthus campestris	—	—	—	Н — —	Наблюдается только во время пролета
20	Emberiza miliaria	—	—	—	Н	—
	Млекопитающие					
21	Crocidura suaveolens	—	—	—	Не найден	—
22	Erinaceus rumanicus	—	—	—	То же	—
23	Vulpes vulpes	—	—	—	—	Иногда заходят из заповедника
24	Putorius eversmanni	—	—	1—2	—	Колебаний не заметно
25	Mustela nivalis	—	—	—	Н — —	Отдельные особи заходят осенью
26	Lepus europaeus	—	—	—	—	Наблюдаются только кочующие
27	Allactaga salieus	—	1—2	—	—	Динамика не изучена
28	Sicysta nordmanni	—	—	—	Н —	То же
29	Citellus pygmaeus	20—30	—	—	—	На сильно выбитых скотом местах количество жилых нор доходит до 44 на 1 га
30	Mus musculus hortulanus	—	2—4	—	—	Динамика не изучена
31	Microtus socialis	2—4	—	—	—	В 1932 г. увеличение к осени В 1933 г. наблюдалось очень мало
32	Cricetus cricetus	—	—	—	Не найден	—
33	Cricetulus migratorius	—	—	—	Н —	Динамика не изучена

Таблица 4. Количественный состав видов на 6—7-летних перелогах

№ по пор.	Название видов	Количество на 1 га	Количество на 3 га	Количество на 100 га	Сравнит. количество для видов, не учтен. на един. площ.	Движение количества на данном угодье
	Амфибии					
1	Bufo viridis	20	50—60	—	—	Большое увеличение к середине июля за счет молоди. В 1933 г. увеличения не наблюдалось
2	Pelobates fuscus	—	—	—	Н	Колебания численности не наблюдалось
	Рептилии					
3	Lacerta agilis	12	30—40	—	—	Увеличение к осени
4	Natrix natrix	—	—	—	Н	—
5	Coronella austriaca	—	—	—	Не найдена	—
6	Elaphe quatuorlineatus	—	—	—	Не найден	—
7	Vipera renardi	—	—	—	Н	Динамика не изучена
	Птицы					
8	Aquila nipalensis orientalis	—	—	—	—	Не гнездится, но залетает с заповедника
9	Circus aeruginosus	—	—	—	—	Много во время пролетов
10	Circus pallidus	—	—	—	Н	Много во время пролетов. Летом залетает из других мест
11	Cerchneis naumanni	—	—	—	Н	То же
12	Cerchneis tinnunculus	—	—	—	Н	»
13	Erythropus vespertinus	—	—	—	Н	»
14	Coturnix communis	—	4—6	—	—	Увеличение к осени
15	Melanocorypha calandra	—	3—4	—	—	Увеличение к июню. С 15 июня начало откочевки на стерню сенокосов
16	Alauda arvensis	—	6—7	—	—	То же
17	Calandrella brachidactila	—				
18	Calandrella minor	—	4—5	—	—	»
19	Anthus campestris	—	—	—	Н	—
20	Emberiza miliaria	—	—	2—4	—	Динамика не изучена
	Млекопитающие					
21	Crocidura suaveolens	—	—	—	Н	То же
22	Erinaceus rumanicus	—	—	—	Н	—
23	Vulpes vulpes	—	—	—	Н	—
24	Putorius eversmanni	—	0—1	15—20	—	Динамика не изучена
25	Mustela nivalis	—	—	10—20	—	То же
26	Lepus europaeus	—	—	—	—	На 200—300 га один заяц
27	Allactaga saliens	—	—	—	Не найден	—
28	Sicysta nordmanni	—	—	—	Н +	Динамика не изучена
29	Citellus pygmaeus	4—5	10—15	—	—	То же
30	Mus musculus hortulanus	4—6	—	—	—	Увеличение к осени
31	Microtus socialis	12—13	—	—	—	В 1932 г. большое увеличение к осени. В 1933 г. увеличения к осени не замечалось
32	Cricetus cricetus	—	—	—	Н+	Динамика не изучена
33	Cricetulus migratorius	—	—	—	Н—	—

Таблица 5. Количественный состав видов на посеве озимой пшеницы

№ по пор.	Название видов	Количество на 1 га	на 3 га	на 100 га	Сравнит. количество для видов, не учтен. на един. площ.	Движение количества на данном угодье
	Амфибии					
1	Bufo viridis	10	—	—	—	29.VI.1932 г. молодых жаб на 1 га насчитывалось до 1500. 19.VII здесь же на стерне на 1 га 16. К осени уменьш.
2	Pelobates fuscus	—	—	—	Не найдена	—
	Рептилии					
3	Lacerta agilis	—	—	—	Н+	Переходят с перелогов на стерню. На нескошенной пшенице не наблюдается
4	Natrix natrix	—	—	—	Не найден	—
5	Coronella austriaca	—	—	—	Не найдена	—
6	Elaphe quatuorlineatus	—	—	—	Не найден	—
7	Vipera renardi	—	—	—	Н — —	Встреч. только с июня
	Птицы					
8	Aquila nipalensis orientalis	—	—	—	—	—
9	Circus aeruginosus	—	—	—	—	Залетает очень редко осенью
10	Circus pallidus	—	—	—	—	То же
11	Cerchneis naumanni	—	—	—	—	»
12	Cérchneis tinnunculus	—	—	—	—	»
13	Erythropus vespertinus	—	—	—	—	Залетает на стерню
14	Coturnix communis	—	1—2	—	—	Перекочевывает на посев с перелогов
15	Melanocorypha calandra	—	—	—	—	До уборки не наблюдается. С июля на 3 га до 10 штук
16	Alauda arvensis	—	3—4	—	—	Осенью прикочевывает с других мест
17	Calandrella brachidactila	—	—	—	Не найдены	После уборки прикочевывает с других мест
18	Calandrella minor	—				
19	Anthus campestris	—	—	—	Не найден	—
20	Emberiza miliaria	—	—	—	Н — —	Встречается только на созревшей пшенице, залетая с перелогов
	Млекопитающие					
21	Crocidura suaveoleus	—	—	—	Н — —	Динамика не изучена
22	Erinaceus rumanicus	—	—	—	Не найден	—
23	Vulpes vulpes	—	—	—	То же	—
24	Putorius eversmanni	—	—	—	»	—
25	Mustela nivalis	—	—	—	Н — —	Встречались с июня
26	Lepus europaeus	—	1	—	—	После уборки откочевывают в другие места
27	Allactaga saliens	—	—	—	Не найден	—
28	Sicysta nordmanni	—	—	—	То же	—
29	Citellus pygmaeus	—	—	—	»	—
30	Mus musculus hortulanus	6—8	—	—	—	До уборки увеличен. за счет перекочев. с перел.
31	Microtus socialis	2—4	—	—	—	Зимой прикочевывают с перелогов на посев, к осени увеличение за счет приплода и за счет прикочевавших
32	Cricetus cricetus	—	—	—	Н —	Прикочев. с перелогов
33	Cricetulus migratorius	—	—	—	Не найден	—

Таблица 6. Количественный состав видов на яровом посеве (ячмень)

№ по пор.	Название видов	Количество на 1 га	на 3 га	на 100 га	Сравнит. количество для видов, не учтен. на един. площ.	Движение количества на данном угодье
	Амфибии					
1	Bufo viridis	25—30	—	—	—	В 1932 г. резкое увеличение к июлю за счет молоди, прикочевавшей из подов. После уборки откочевывают
2	Pelobates fuscus	—	—	—	Н —	В 1932 г. появились в июле
	Рептилии					
3	Lacerta agilis	—	—	—	Н+	Появились после уборки ячменя (прикочевали из сенокосов)
4	Natrix natrix	—	—	—	Не найден	—
5	Coronella austriaca	—	—	—	То же	—
6	Elaphe quatuorlineatus	—	—	—	»	—
7	Vipera renardi	—	—	—	»	—
	Птицы					
8	Aquila nipalensis orientalis	—	—	—	—	Не наблюдался
9	Circus aeruginosus	—	—	—	—	Наблюдаются залетающие, чаще после уборки
10	Circus pallidus	—	—	—	—	То же
11	Cerchneis naumanni	—	—	—	—	»
12	Cerchneis tinnunculus	—	—	—	—	»
13	Erythropus vespertinus	—	—	—	—	»
14	Coturnix communis	—	—	2—4	—	Увеличение к осени
15	Melanocorypha calandra	—	2—3	—	—	Залетают на стерню из других мест
16	Alauda arvensis	—	—	—	Н+	До уборки мало. После уборки залетают большими стаями
17	Calandrella brachidactila	8—10	—	—	—	До колошения много. Откочевывают до уборки, а потом появляются стаями по 50—70 штук
18	Calandrella minor					
19	Anthus campestris	—	—	—	Не найден	—
20	Emberiza miliaria	—	—	—	То же	—
	Млекопитающие					
21	Crocidura suaveolens	—	—	—	»	—
22	Erinaceus rumanicus	—	—	—	»	—
23	Vulpes vulpes	—	—	—	»	—
24	Putorius eversmanni	—	—	—	»	—
25	Mustela nivalis	—	—	—	»	—
26	Lepus europaeus	—	—	0—1	—	После уборки откочев.
27	Allactaga saliens	—	—	—	Не найден	—
28	Sicysta nordmanni	—	—	—	То же	—
29	Citellus pygmaeus	5—6	—	—	—	Еще весной переходят на посев с целины (сенокос), здесь же размнож.
30	Mus musculus hortulanus	—	—	—	Н+	То же
31	Microtus socialis	—	—	—	Н+	До уборки не наблюдается. После уборки ячменя появляется в большом количестве, прикочевывая с целины
32	Cricetus cricetus	—	—	—	Не найден	—
33	Cricetulus migratorius	—	—	—	Н —	Переходят с целины сразу после посева

уменьшаются, а часть из них (см. таблицы) на посевах совсем не встречается. Из 32 видов на озимой пшенице не найдено 13 видов, а на посеве ячменя 14 видов.

3. Из всех видов позвоночных, живущих в районе, на перелогах не найдено только 2 вида. Характерным признаком является наличие относительно большего количества видов, представленных большим количеством особей. Все виды жаворонков представлены здесь значительным количеством особей. Мелких грызунов (суслики, курганчиковые мыши и общественные полевки) также довольно много. Жаб насчитывается до 20, а ящериц до 12 особей на 1 га. Такие виды, как хорьки и ласки, встречаются в большем количестве, чем на заповедной целине. Это понятно, так как здесь больше тех видов, которые для хорьков и ласок служат пищей.

ОСОБЕННОСТИ НАСЕЛЕНИЯ ОТДЕЛЬНЫМИ ВИДАМИ КУЛЬТУРНЫХ УГОДИЙ

Если отбросить возрастание численности на отдельных угодьях, которое происходит в результате кочевок животных с одного угодья на другое, по вышеприведенным таблицам (2, 3, 4, 5 и 6), можем видеть некоторые намеки на то, в какую сторону изменяется население позвоночных степи в связи с агрокультурой. Можно говорить, что при высокой агрокультуре, которая, кроме всего прочего, выражается разрыхлением почв, заменой разнообразия растительности монокультурами, своевременной уборкой урожая и последующей пахотой, численно уменьшаются те виды, которые роют себе подземные убежища и которым необходима разнообразная растительность и животная (из насекомых) пища. К таким видам в нашей степи относится большинство мелких грызунов и жаворонки.

Суслики, например, в наибольшем количестве встречаются на сильно выпасаемых местах. В Аскании-Нова возле совхоза «Доренбург», возле села Н.-Троицкое, возле Геническа, на Чонгарском полуострове и на острове Куюк-Тук (Сиваш) на выпасах насчитывается до 40 жилых нор сусликов на 1 га. В местах, менее выбитых скотом, количество жилых нор сусликов меньше. На заповедных целинах Аскании-Нова и острова Куюк-Тук жилых нор этого зверька насчитывается 7—10 на 1 га. На посевах Аскании-Нова, совхоза «Доренбург» и села Н.-Троицкого суслики встречаются очень редко и то только возле полевых дорог. А уже на посевах и в окрестностях Геническа, где и дороги держатся в более или менее чистом состоянии, суслики совсем не встречаются. Есть площади до 40 км², совершенно лишенные сусликов.

Можно думать, что суслики уничтожены здесь не агрокультурой, а более активными методами истребления. На самом деле это не так. Статистические данные о борьбе с сусликами [И. И. Траут (53)] показывают как раз обратное. Наименьшее количество сусликов там, где наименьше залежей, но не там, где их много ловят и травят. Все это позволяет думать, что распахивание целин, межняков, перелогов и культурное содержание полевых дорог ведут к уничтожению сусликов.

Общественные полевки также не выживают в районах, где отсутствуют залежи и другие угодья с плотными почвами [Иваненко (20), Родионов (51)]. Встречаемость этих зверьков на посевах озимой пшеницы и ячменя, несомненно, объясняется тем, что они переходят сюда из других прилегающих угодий: на пшеницу из перелогов, а на ячмень из сенокосов. Наблюдение на культурных сплошь распаханных площадях Чонгарского полуострова и в окрестностях Геническа показывает, что здесь полевок нет. В окрестностях Геническа на площади до 40 км² полевки найдены в заметном количестве

только на 4—5-летних посевах люцерны. На посевах яровых культур до уборки не встречаются, а на посеве озимой пшеницы площадью до 100 га была найдена только одна семья. Все эти данные позволяют делать выводы о полевках, подобные тем, которые сделаны о сусликах, т. е. с распахиванием целин, перелогов и межняков эти грызуны также должны быть вытеснены.

Подобные явления наблюдаются и в отношении других мелких грызунов. Исключение представляют только мыши (*Mus musculus hortulanus*). Эти зверьки при неблагоприятных условиях (после распашки) могут выживать в местах человеческих поселений и оттуда расселяться по степи с наступлением более благоприятных условий.

Численность птичьего населения в связи с агрокультурой также меняется. Больше всего это видно на зерноядно-насекомоядных птицах, куда относятся жаворонки, просянки и перепела. Из таблиц количественного учета на угодьях видно, что наибольшее количество особей этой группы птиц встречается на целинах и на перелогах. На посевах наблюдается уменьшение. Это хорошо видно там, где на больших площадях есть только пахотные угодья. Нами был проведен учет в окрестностях Геническа, где культурные угодья, как уже указывалось, занимают площадь десятки кв. километров. Вот данные 4-кратного учета на посевах озимой пшеницы. На площади 3 га насчитано:

1) полевых жаворонков	4 особи
2) перепелов	4 »
3) степных жаворонков	0 »
4) малых и короткопалых жаворонков	0 » (встречаются главным образом на парах и на пропашных культурах)
5) просянок	0 особей

Только на тех участках, где в посевах очень много сорняков, птичье население богаче и разнообразнее. Так, например, в окрестностях Геническа на одном из участков, засеянном ячменем и сильно заросшем сорняками, 20 мая 1936 г. на 4,5 га насчитано:

1) плисок черноголовых	17 особей[1]
2) жаворонков степных	10 »
3) » полевых	13 »
4) » короткопалых . . . . 5) » малых	} 15 »

Этот участок был сильно поросшим сорняками, из которых преобладали *Lenidium draba*, *Sisymbrium pannonicum*, *Cisymbrium sophia*, *Amaranthus albus*, *Delphinium* sp. и др. Большим разнообразием растительности, на которой держится большее количество насекомых, повидимому, и следует объяснять большее разнообразие птиц на указанном участке. У автора имеется значительный материал о жаворонках на Сивашских островах и на Чонгарском полуострове, который за отсутствием места изложить нет возможности, но который вместе с изложенными данными позволяет думать, что с распахиванием залежей количество жаворонков уменьшается. Только полевой жаворонок и перепел, повидимому, находят на посевах все необходимое для своего существования. Возможно только эти виды и будут процветать в будущем.

---

[1] Плиски прикочевали сюда из Арабатской стрелки (расстояние около 5 км) на кормежку. На ночь улетают на стрелку.

Итак, на основании всего изложенного можно считать, что вредные мелкие грызуны и значительная часть жаворонков в местах, где агрокультура стоит более или менее высоко, не выживают, вытесняются и возможно при дальнейшей интенсификации полеводства останутся в минимальном количестве.

Исчезновение мелких грызунов и уменьшение числа жаворонков не безразлично для других позвоночных животных степи. С грызунами и жаворонками трофически связаны лисица, хорь, ласка, еж, степной орел и гадюка. С грызунами же, можно сказать, экотопически связаны такие виды, которые на твердых почвах почти не способны рыть, но, нуждаясь в подземных убежищах, используют норы грызунов. Сюда относятся все амфибии и рептилии степи. С этой последней группой видов связаны трофически те же хищники, которые питаются мелкими грызунами и птицами. Кроме того, с рептилиями и мелкими грызунами трофически связаны такие хищные птицы, как луни и мелкие соколы [см. И. Д. Иваненко (18)]. Одним словом, все позвоночные животные степи представляют собой единый органический комплекс, который может быть разрушен, если выключить хотя один из его компонентов. Этим последним обстоятельством следует объяснять уменьшение на пахотных угодьях хищных животных, а также тех, которые почти не способны самостоятельно рыть норы. Хори, ласки, ежи, ящерицы, гадюки, медянки, ужи и некоторые другие подобные виды на больших площадях культурных угодий не встречаются.

Все указанное выше позволяет думать, что при дальнейшем повышении агрокультуры, т. е. при полном перепахивании всех задернелых мест, при максимальном уничтожении сорняков, при соответствующем уходе за посевами многолетних культур, при своевременной уборке урожая и пр. в степи останутся только немногие виды позвоночных животных. Можно установить некоторую направленность изменения животного населения под влиянием агрокультурной деятельности человека, это — вытеснение большинства роющих животных (мелкие млекопитающие, рептилии), части зерноядно-насекомоядных птиц и части хищников, связанных трофически с грызунами, рептилиями и мелкими птицами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Аверин В. Г., Экскурсия на остров Чурюк. Харьков, 1923. — 2. Браунер А. А., Сборн. стат. заповедн. «Чапли», Аскания-Нова, 1928.—3. Браунер А. А., Записки Крым. о-ва ест., т III, 1913. — 4. Браунер А. А., Зап. Новорос. о-ва ест., т. 40, в. 1. — 5. Браунер А. А., Школьн. экскурс. и шк. музей, № 1. — 6. Браунер, А. А., О млекопитающих, найденных в лесах Южной России. 1935.— 7. Браунер А. А., Укр. мисл. та рибалка, № 6, 1919. — 8. Браунер А. А., Сельскохозяйственная зоология. Одесса, 1923. — 9. Воронов А. Г., Совет. Ботаника, № 3, 1935. — 10. Брем А., Жизнь животных, 1912. — 11. Бихнер Е. А., Млекопитающие, СПБ, 1902. — 12. Варшавский С. Н., Зоол. журн., т. XVI, в. 2, 1937. — 13. Виноградов В. С. и Оболенский С. Т., Вредные и полезные в сельском хозяйстве млекопитающие. Сельколхозгиз, 1932.—14. Виноградов В. С., Млекопитающие СССР, Ленинград. Изд. Акад. наук. 1933. — 15. Гаузе Г. Ф., Зоол. журн., т. XIV, в. 3, 1935. — 16. Hesse R. Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena, 1924. — 17. Дергунов М. И., Сборн. стат. Зап. «Чапли». Аскания-Нова, 1928. — 18. Іваненко І. Д., Праці Харьк. Зообіол. ин-ту, т. 1, 1935. — 19. Іваненко І. Д., Збірн. Азов.-Сиваш. держ. заповідн. 1936. — 20. Иваненко И. Д., Microtus socialis Pall. как основной компонент ценоза Присивашской степи, 1937 (в печати). — 21. Иваненко И. Д., Материалы к изучению экологии амфибий южноукраинской засушливой степи (рукопись). — 22. Калабухов Н. И., Зоол. журн., т. XIV, в. 2, 1935. — 23. Калабухов Н. И. и Раевский В., Сборн. Вопросы экологии и биоценологии. Ленинград, 1935. — 24. Калабухов Н. И., Изв. Сев-Кав. краев. станц. защиты растений, № 4, 1928. — 25. Калабухов Н. И. и Раевский В. В., Материалы по динамике фауны грызунов в Предкавказских степях. Оттиск. — 26. Калабухов Н. И., Зоол. журн., т. XVI, в. 6, 1937. — 27. Калабухов Н. И. и Раевский В. В., Вестн. микробиол., эпидемиол.

и паразитол., т. XII, в. 1, 1933. — 28. Калабухов Н. И. и Раевский В. В., Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., т. XIII, в. 3, 1934.—29. Кашкаров Д. Н., Среда и сообщество. Гос. мед. изд., 1933. — 30. Кузнецов В. А., Зоол. журн., т. XV, в. 1, 1936. — 31. Мігулін О., Шкідні та корисні звірі України, 1927. — 32. Мігулін О., Визначник звірів України. Держ. вид. Укр., 1929. — 33. Милютин Н. Г., К вопросу о строении нор серого суслика. Захіст рослин. Харьків, 1926. — 34. Никольский А. М., Позвоночные животные Крыма. Прилож. к 68 т. записок Акад. наук, 1891. — 35. Никольский А. М., Гады и рыбы. Брокгауз-Ефрон. — 36. Никольский А. М., Amphbia. Фауна России и сопред. стран. Изд. Акад. наук, 1916—1918. — 37. Огнев С. И., Зап. Крым. о-ва ест., т. V, 1915. — 38. Огнев С. И., Звери Восточной Европы и Северной Азии. Москва — Ленинград, тт. I, II, III, 1928—1935. — 39. Пачесский И. К., Материалы по вопросу о сельскохозяйственном значении птиц. Херсон, 1906. — 40. Пачесский И. К., Объяснительный каталог Ест.-ист. музея. Херсон. губерн. земства. Херсон, 1906.—41. Підоплічка І. Г., Збірн. праць зоол. музею А. Н. Київ, № 15, 1935.—42. Підоплічка І. Г., Журн. біолог.-зоолог. циклу ВУАН, № 3 (7), 1933.— 43. Підоплічка І. Г., До вивчення вимерлих і реліктових гризунів Лісостепу та Полісся. Вид. Уан., 1930. — 44. Підоплічка І. Г., Шкідливі гризуни Правобережного лісостепу та значення окремих груп у сільскому господарстві. Вид. Київ. Краев. С/г. досв. станції, 1930. — 45. Підоплічка І. Г., Бюл. Київ. Стазро. Ч. 6, 1925. — 46. Підоплічка І. Г., Бюл. Київ. Стазро. Ч. 5, 1925.— 47. Ралль Ю. М., Природа, 1936.— 48. Ралль Ю. М., Вестн. микробиол., эпидемиол. и паразитол., 1935. — 49. Ралль Ю. М., Зоол. журн., т. XV, в. 3, 1936.— 50. Решетник Е. Г., Збірн. праць Зоомуз. АН УРСР., № 20, 1937. — 51. Родионов З. С., Биология общественной полевки и опыты борьбы с ней, 1924.—52. Соколов В., Вісті держ. степ. зап. «Чапли», т. IV, 1928. — 53. Стрельников И. Д., Изв. научн. ин. им. П. Ф. Лесгафта, т. XVII—XVIII, 1934. — 54. Траут И. И., Труды по защите растений, т. IV, в. 1, 1931. — 55. Траут И. И., Труды по защите растений, т. IV, в. 1, 1931. — 56. Угрюмый В. Ф., Вопрос экол. и биоценол., Ленинград, 1934. — 57. Formosov A. N., Ecology, vol. IX, № 4, 1928. — 58. Формозов А. Н., Зоол. журн., т. XVI, в. 3, 1937.—59. Формозов А. Н., Зоол. журн., т. XVI, в. 5, 1937.— 60. Фридерикс К., Экологические основы прикладной зоологии и энтомологии. Ленинград, 1932.—61. Шнитников В. Н., Краеведение, № 4, 1929.—62. Шарлемань М. В., Збірн. праць Зоомуз. АН УССР, № 1, 1933.—63. Шарлемань М. В., Матеріяли до орнітофауни державного степового заповідника «Чаплі», т. III, 1924.— 64. Шуммер О., Вісті держ. степ. зап. «Чаплі», 1930.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 5

МИГРАЦИОННЫЕ ПУТИ ПРОХОДНЫХ РЫБ ЧЕРНОГО МОРЯ И ИХ ИСТОРИЧЕСКИЕ ПРИЧИНЫ

Ф. Д. Великохатько

Из Нежинского педагогического института

Проходные рыбы, распространенные в северо-западной части Черного моря, ежегодно производят нерестовые миграции в реки. К рекам, имеющим весьма важное значение для размножения черноморских проходных рыб, следует отнести и Днепр с Ю. Бугом, образующим при своем слиянии Днепровско-Бугский лиман, водная площадь которого [Рябкова, 1896(1)] составляет около 60 000 га.

В предлагаемой статье мы и коснемся тех проходных рыб Черного моря, которые во время нерестовой миграции входят в эти реки.

К этой группе принадлежат следующие проходные рыбы Черного моря: осетр, белуга, севрюга и днепровская сельдь. Исследования показали, что миграционные пути в Днепровско-Бугском лимане, Днепре и Ю. Буге имеют определенные направления не только для упомянутых морских проходных, но и для полупроходных пресноводных рыб — рыбцы, шемая, вырезуб, тарань и морской судак. Своеобразные направления миграционных путей указанных обеих групп рыб имеют несомненную связь с геологическими процессами, происходившими здесь в недавнем геологическом прошлом. При этом интересно отметить, что миграционные пути филогенетически более старых рыб отличаются от путей филогенетически более молодых и, как правило, связаны с более старыми руслами поемных речек и их старицами, как это особенно ярко наблюдается в дельте в Нижнем Днепре.

Для подтверждения высказанного взгляда рассмотрим миграционные пути всех названных выше проходных и полупроходных рыб и дадим им надлежащее объяснение, основанное на геологическом прошлом рассматриваемых водоемов.

1. Осетр—Acipenser güldenstädti Brandt.

Исследования последних лет (1, 7, 8, 17) показали, что днепровский осетр зимует в Черном море у западных берегов Крыма. Особенно большая концентрация его наблюдается в районе Ак-Мечети и Тарханкута, недалеко от берега. В этих местах производятся аханными сетями зимние ловы осетра.

Ранней весной (март) стада осетров начинают свою нерестовую миграцию. Первоначально они устремляются в Каркинитский и Джарылгачский заливы, где их и ловят еще в начале марта.

Проделав небольшой круг, осетры обходят косу Джарылгач и движутся вдоль берега косы Тендры, обогнув которую, они, наконец, проходят мимо Кинбурнской косы и упираются в Березанский залив, где, круто повернув, входят в Днепровско-Бугский лиман (рис. 1).

В Днепровско-Бугском лимане они придерживаются ближе к левой стороне и, пройдя лиман, главной своей массой входят в юго-восточный угол лимана, откуда по Бакаю и частично Конке устремляются в Днепр. Часть их движется по фарватеру лимана и входит в Рвач, по которому поднимается вверх по реке. Движение осетра в Нижнем Днепре происходит главным образом в поемных речках левой его стороны и особенно по реке Конке, где и происходят его выловы выше Берислава и Каховки (Конка Мелейковская, К. Каирская), а также и массовый нерест (Конка Сергиевская).



1. Миграционные пути рыб в северо-западной части Черного моря

Вверх по Днепру осетр поднимается до плотины Днепрогэса.

Входит осетр в Днепр, как и другие проходные и полупроходные рыбы, в два срока—весной и осенью, что указывает на существование у днепровского осетра озимой и яровой рас.

Несмотря на то, что при слиянии Днепра с Ю. Бугом образуется один лиман, сравнительно небольшой величины, и мимо устья последнего проходят миграционные пути осетра, все же в Ю. Буге осетр встречается чрезвычайно редко и то только единичными экземплярами до плотины Александровской гидроэлектростанции.

2. Белуга—Huso huso (Linné).

По количеству вылавливаемых экземпляров белуга значительно уступает осетру, так как в уловах осетровых рыб она составляет незначительный процент. Это обстоятельство является причиной того, что экология белуги до настоящего времени изучена слабо. Место зимовки белуги в Черном море, например, точно неизвестно, но тот факт, что во время весенней и осенней нерестовой миграции ее изредка вылавливают совместно с осетром, заставляет предполагать, что места зимовки и миграционные пути в море, Днепровско-Бугском лимане и Днепре те же самые, что и у осетра.

В Ю. Буге в настоящее время белуга встречается весьма редко и то только вблизи устья в виде случайных экземпляров.

3. Севрюга—Acipenser stellatus Pallas

Севрюга так же, как и предыдущие две рыбы, зимует в море. По данным сотрудников Украинской станции ВНИРО, севрюга зимует в так называемой «севрюжьей яме», расположенной в открытой части Черного моря, против Большого Фонтана (рис. 1).

Во время весенней миграции (март-апрель) севрюга движется вдоль побережья Черного моря и входит в Днепровско-Бугский лиман.

Из лимана основая масса севрюги входит в Ю. Буг, по которому поднимается до с. Александровки. В этой части Ю. Буга севрюга вылавливается во время весенней и осенней миграции в сравнительно большом количестве. Следует также отметить, что чаще всего севрюга вылавливается в устье Ю. Буга, а чем дальше вверх по реке, тем реже она встречается.

В Днепре севрюга — рыба очень редкая. Вылавливают ее довольно часто, главным образом осенью, только в предустьевой части лимана (о-в Янушев). Что же касается дельты и Нижнего Днепра, то в этой части реки севрюга встречается лишь единичными экземплярами, случайно.

4. Черноморская сельдь — Caspialosa pontica (Eichwald)

Черноморская сельдь зимует в северо-западной части Черного моря. Зимой ее вылавливали и у Одессы (9) и в особенности у западного берега Крыма вблизи Ак-Мечети (8), где и предполагается ее массовое зимнее скопление.

Во время весенней миграции она, подобно осетру, сперва появляется в Джарылгачском заливе у Хорлов и, обогнув косу Джарылгач, движется вдоль берега и входит в Днепровско-Бугский лиман (рис. 1), по которому часть сельдей движется по фарватеру и входит в Рвач.

Другая же более многочисленная часть сельдей направляется в юго-восточную часть лимана и входит главным образом в Бакай и реже Конку, по которым и движется в дельте Днепра до Херсона.

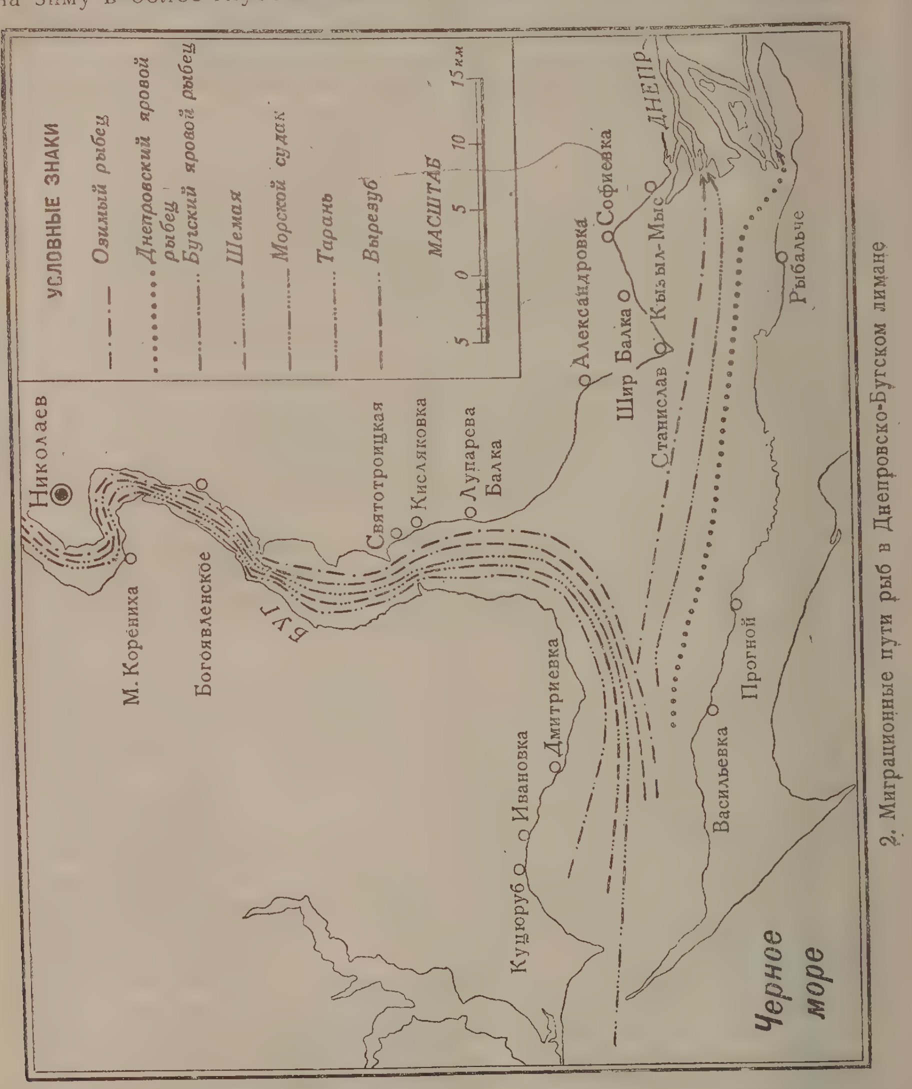
Выше Херсона ход сельди происходит главной магистралью реки, по которой она поднимается до Днепровской гидроэлектростанции.

Таким образом, и у черноморской сельди миграционной путь имеет такое же своебразное направление, как и у осетра.

Полупроходные рыбы

Полупроходные рыбы имеют также своеобразные миграционные пути и распространение в лимане. Точными исследованиями за последние годы установлено (12), что промысловые рыбы только

в летнее время распространены всюду по лиману, без видимой возрастной и видовой концентрации. Но уже в сентябре, при самом незначительном снижении температуры воды в лимане промысловые рыбы начинают собираться в косяки-стада, с явно выраженной возрастной, видовой, экотипической или расовой группировкой, по определенным участкам лимана. Образовавшиеся стада промысловых рыб, в зависимости от экологических особенностей вида, либо залегают на зиму в более глубоких местах, «яминах», лимана до весны (карп,



2. Миграционные пути рыб в Днепровско-Бугском лимане

вырезуб, сом), либо всем стадом всю зиму медленно движутся по определенным участкам лимана и только в особенно холодное время зимы и во время штормов задерживаются на глубоких защищенных местах лимана на непродолжительное время (рыбец, лещ). Озимые расы последних рыб уже с осени мигрируют в реку на нерест. Миграция их продолжается в течение всей зимы и заканчивается только ранней весной. В зависимости от температуры темп зимней миграции то усиливается во время оттепелей, то, наоборот, приостанавлива-

ется во время похолоданий. Установлено также, что из Днепровско-Бугского лимана одни промысловые рыбы массово мигрируют на нерест только в Днепр и лишь незначительная часть их в Ю. Буг (тарань, озимый рыбец) и, наоборот, другие в массовом количесте мигрируют в Ю. Буг, а в Днепре встречаются лишь в единичных экземплярах (шемая, морской судак, вырезуб). Наконец, есть рыбы, которые хотя и распространены в летнее время по всему лиману, но весной на нерест идут только в Днепр (яровой рыбец), или только в Ю. Буг (бугский рыбец) (рис. 2).

Озимый рыбец-глодовик — Vimba vimba vimba natio carinata (Pallas) (12) распространен по всему Днепровско-Бугскому лиману, из которого на нерест входит в Днепр и Буг, начиная с осени, движется в течение всей зимы и только весной следующего года заканчивает свою миграцию. В дельте Днепра глодовик движется преимущественно главными магистралями дельты (Бакай, Рвач) и только незначительная часть его движется мелкими поемными речками (Ольховый Днепр, Кошевая и др.). Выше дельты Днепра движение его также происходит по главной магистрали (фарватеру), по которому он поднимается довольно высоко (до Качаровки). В Ю. Буге, у которого нет разветвлений в пойме, движение на нерест происходит по главной магистрали до плотины Александровской гидроэлектростанции.

Днепровский яровой рыбец-шипшинник — Vimba vimba vimba infranatio borysthericа Welyk. имеет ограниченное распространение в лимане—вдоль его левого (таврического) берега до ст. Прогной. Весной на нерест входит только в Днепр, при этом основная его масса движется в юго-восточный угол лимана, из которого движется в реку Конку и поднимается по ней почти до с. Тягинки. Лишь незначительное количество этого рыбца движется по другим поемным речкам поймы Днепра.

Бугский яровой рыбец-лобач — Vimba vimba bergi Welyk. распространен в лимане только у его правого берега почти до Очакова (по старому руслу Ю. Буга). Из лимана мигрирует весной только в Ю. Буг по главной его магистрали, по которому поднимается вверх до Александровской гидроэлектростанции.

Из других полупроходных рыб следует отметить, что, несмотря на их широкое распространение в лимане, нерестовая миграция их имеет свои определенные пути.

Черноморская шемая — Chalcalburnus chalcoides danubicus Antipa. Шемая распространена в солоноватой части лимана в непосредственной близости к морю. Во время весенней нерестовой миграции шемая входит почти исключительно в Буг. В дельте Днепра же очень редко встречаются единичные экземпляры. Выше дельты Днепра шемая почти неизвестна. В Буге шемая—рыба обыкновенная и вылавливается в сравнительно больших количествах. Вверх по Ю. Бугу шемая поднимается до Александровской гидроэлектростанции, где и нерестится.

Морской судак-буговец — Lucioperca marina Cuvier. Во время нерестовой миграции морской судак основной массой входит в Ю. Буг, откуда и получил соответствующее название от местных рыбаков—«буговец». Нерест морского судака в Ю. Буге происходит в дельте или вблизи от нее. В низовье Днепра (выше дельты) морской судак хотя и встречается чаще шемаи, однако, он все же редкая рыба, вылов которой по большей части бывает случайным (20).

Вырезуб — Rutilus frisii (Nordmann). Весной и осенью из Днепровско-Бугского лимана вырезуб в большом количестве входит на нерест в Ю. Буг, где и составляет значительный процент среди вылавливаемой промысловой рыбы. В Днепр вырезуб также входит

на нерест, но преимущественно осенью и в гораздо меньшем количестве, которое к тому же каждый год изменяется. В уловах промысловых рыб Днепра составляет незначительный процент (21).

Тарань — Rutilus rutilus heckeli (Nordmann). Тарань, как и предыдущие полупроходные рыбы, почти круглый год находится в лимане и только осенью и весной мигрирует в Днепр на нерест, преимущественно большими поемными речками (Бакай, Рвач), тогда как Конкой ход ее незначителен. В Ю. Буге тарань встречается редко, в виде случайных экземпляров вблизи его дельты.

Таким образом, среди всех проходных осетровых и полупроходных пресноводных рыб (за исключением шемаи и морского судака) существуют озимые и яровые расы (18). Замечательно то обстоятельство, что озимые расы осенью входят в несвойственные им реки гораздо чаще, чем это наблюдается весной у яровых рас, т. е. миграционные пути озимых рас не имеют той строгой обособленности и направлений, которые наблюдаются у яровых рас.

О возможных причинах этого явления будет сказано ниже.

О распространении и миграции других промысловых рыб в Днепровско-Бугском лимане предварительные данные свидетельствуют о том, что и среди них существует такая же закономерность, как и у рыбцов, тарани, шемаи и других описанных выше рыб. Уже теперь можно сказать, что в лимане рыба концентрируется по видовому, расовому и даже возрастному составу, сохраняя за собой определенную часть площади видового ареала, которая, правда, в различное время года изменяет свое положение в пространстве. Только в летнее время (июнь — август) концентрации рыб, по указанным причинам, не наблюдается, и рыба в это время нагуливается как бы «врассыпную» по всему лиману, в остальное же время года (сентябрь—апрель) концентрация выражена у различных систематических групп более или менее резко, что опять-таки зависит от экологических особенностей вида, подвида или расы. У одних концентрация выражена более резко (яровые рыбцы, лещ), у других—менее (озимый рыбец, судак).

Итак, исследованиями последних лет установлено, что распространение и миграция проходных и полупроходных рыб в Черном море, Днепровско-Бугском лимане, а также в Днепре и Ю. Буге происходят у различных видов или соподчиненных виду систематических групп по определенным путям, специфическим для данной формы.

Объяснить миграционные пути упомянутых выше рыб возможно в настоящее время только благодаря гидрогеологическим работам П. А. Двойченко (13) в северной Таврии и Н. Соколова (3) в районе Ю. Буга и Днепра. По данным Двойченко, сыпучие, слабо глинистые пески кучугур, образующие пять больших песчаных массивов вдоль левого берега Днепра и до настоящего времени сохранившие очертания берегов моря, свидетельствуют о прогрессивном перемещении русла древнего Днепра к западу и северо-западу. Эти же песчаные массивы фиксируют последовательные моменты перемещения низовьев этой реки.

Верхний уступ — самый древний — первой речной террасы Днепра примыкает к современной долине у с. Б. Каховки и тянется отсюда к югу немного восточнее селений Черненькой, ст. Маячки и Брилевки, проходит через селения Могильную и Александровку до Карги, заканчиваясь у Каржинского залива против острова (косы) Джарылгач. Остров или коса Джарылгач есть не что иное, как устьевой бар, сохранившийся и до настоящего времени. Каржинский залив, находящийся рядом с Каланчакским, свидетельствует о самом древнем положении левого берега устья Днепра,

тогда как правый берег устья находился у с. Красного. Такое положение Днепр имел в эпоху Миндель четвертичного периода.

Вторая, более молодая, речная терраса примыкает к Днепру между селениями М. Каховкой и Британами. Отсюда она тянется через с. Большие Копаны, Буркутские плавни с сагами, от которых круто поворачивает на запад и проходит через «Соленые Кучугуры», Бехтерские лиманы. Днепр впадал в Черное море в глубине Тендровского залива, у Кларовских хуторов.

Третья терраса примыкает к долине Днепра между Британами и Казачьими лагерями, где видны последние обнажения понтических известняков. Русло реки в это время перемещалось к западу лишь в северной части, а к югу от Буркутских плавень оставалось в том же положении, с устьем в глубине Тендровского залива.

Четвертая терраса, с самым обширным песчаным массивом, начинается между Казачьими лагерями и Цюрупинском (Алешки). Русло Днепра располагалось под очень острым углом к современной его долине и включало в себя обширное Кардашинское болото и лиман. Устье древнего Днепра оставалось в прежнем положении.

Расположение Днепра во второй, третьей и четвертой террасах относится к эпохе Рисс четвертичного периода.

Пятая терраса ограничена резким уступом почвы, который тянется от Голой Пристани через Ново-Збурьевку, Чулаковку и Облой к средней части Тендровского залива. Русло Днепра первоначально направлялось от Старой Збурьевки, через Облой, а затем от Рыбальчего через Аджигольское соленое озеро и Черноморские колодцы. Следующее положение русла Днепра хорошо сохранилось и до настоящего времени в виде «Запорожской Протоки»—от села Рыбальчего через Аджигольское озеро и село Ивановку до Ярылгачского (Ягорлицкого) залива,—которая еще в XVI и XVII вв. заливалась морской водой.

Расположение Днепра в пятой террасе относится уже к послеледниковому времени.

Таким образом, начиная от эпохи Миндель четвертичного периода, русло и устье Днепра, согласно закону Бера, перемещалось вправо, образовывая впереди себя бар в виде длинных кос Джарылгач, Тендра и Кинбурнской, и совсем недавно соединилось с устьем Ю. Буга, образовав совместно Днепровско-Бугский лиман.

На основании изложенного выше для нас станет понятным, что современные места зимовки проходных осетровых рыб и сельдей (западное побережье Крыма) были расположены в море впереди устья Днепра, так сказать, «на взморье». По мере отступления русла и устья Днепра вправо рыбы не изменили своего первоначального пути вхождения в Днепр, а потому и до настоящего времени они еще входят в Джарылгачский залив, подходят к Каржинскому заливу—древнему устью Днепра—и, не найдя прохода в реку, выходят обратно. В дальнейшем они движутся вдоль первоначального берега устьевого бара до Кинбурнской косы, обогнув которую, входят в Днепровско-Бугский лиман. В лимане продвижение этих рыб происходит преимущественно у левого берега по направлению в юго-восточный угол—последнюю старицу Днепра. Из юго-восточного угла названные проходные рыбы входят в Днепр, старицей которого является Конка с прилегающими к ней поемными озерами. Крупные проходные рыбы, как осетр, белуга, входят основной массой в Бакай—сравнительно недавнюю большую поемную реку Днепра—и лишь случайные экземпляры попадают в Конку. Последнее можно объяснить тем, что гирло Бакая у выхода в лиман соединяется с гирлом Конки. Так как воды Бакая мощнее вод Конки, течение последней отклоняется к левому берегу лимана, а песчаная коса, образовавшаяся

между этими реками, в предустьевом пространстве лимана закрывает собой прямой вход в Конку, одновременно открывая его в Бакай. Таким образом, изменение направления течения поемных рек и рельефа дна является причиной массового движения осетровых в дельте Днепра по Бакаю и Свинячке. Выше дельты Днепра нерестовая миграция осетровых происходит опять-таки по наиболее древнему его руслу, за которое и следует считать поемную реку Конку и лиманы Збурьевский, Кардашинский и др., расположенные у левой стороны Поймы. Этим собственно и можно объяснить, почему осетр движется в Мелейковской, а массово нерестится в Сергиевской Конке—сравнительно маленькой и узкой поемной речке, оставляя свободным главное судоходное русло Днепра, весьма широкое и глубокое.

Таким же точно образом можно объяснить распространение «днепровских» полупроходных рыб у левого берега Днепровско-Бугского лимана и движение их во время нерестовой миграции преимущественно по Конке (яровой рыбец и др.) в системе Днепра.

На основании изложенных фактов можно сделать следующее заключение. Филогенетически более древние рыбы придерживаются более древних миграционных путей, а филогенетически молодые рыбы—новейших. Отсюда получается, что такие рыбы, как тарань, вырезуб и озимый рыбец, движущиеся по новейшим поемным магистралям Днепра, есть рыбы филогенетически более молодые, которые, повидимому, образовались как отдельные систематические формы совсем недавно, т. е. в то время, когда существующая система рек уже образовалась или в период ее образования, т. е. в послеледниковое время. Рассматриваемые здесь осетровые рыбы и сельди, филогенетически более древние, существовали в этих водоемах как отдельные систематические формы до эпохи Миндель.

Озимые расы проходных и полупроходных рыб, миграция которых происходит в новейших поемных речках Днепра, а также особенность их во время осенней миграции входить в Днепр и Ю. Буг (вырезуб, озимый рыбец и др.) свидетельствуют о том, что эти рыбы филогенетически моложе яровых рас и, повидимому, возникли уже в современной речной системе, т. е. в послеледниковое время.

С е в р ю г а, как уже сказано выше, зимует на «севрюжьей яме», против Большого Фонтана, из которой на нерест движется вдоль морского берега в Днепровско-Бугский лиман, пройдя который, она входит в Ю. Буг (рис. 1). Объяснение этого пути возможно только геологическим прошлым этой реки. По данным Соколова (3), Днепр и Ю. Буг, образовавшиеся в неогене, в прошлом впадали отдельными дельтами в Чаудинский бассейн—Древнее Черное море. Соколов полагает также, что, повидимому, некоторое время дельта Ю. Буга соединялась с дельтой Днестра, по линии Одесса—Тендра или дельты их при своем впадении находились некоторое время на недалеком расстоянии друг от друга. Последнее подтверждается рельефом дна и побережья Черного моря, а также и местности, расположенной между этими двумя реками, и, наконец, общностью ихтиофауны (Tchihatcheff, 1856) (2) и миграционными путями севрюги, входящей на икрометание в названные реки в большом количестве.

О возможности соединения дельт этих двух рек мы убеждаемся также из карт бассейна Чауды, составленных Андрусовым (15 ,16), в которых показаны направления речных долин в теперешнем северо-западном углу Черного моря. Судя по этой карте, можно сказать, что теперешняя зимовка севрюги находится в море впереди древней дельты Ю. Буга, подобно тому как места зимовки осетра и сельдей находятся впереди древней дельты Днепра. Отсюда становится понятным, что родина севрюги—река Ю. Буг, куда она входит на нерест

и в настоящее время, несмотря на позднейшие изменения русла и соединения его с Днепром. То же самое следует сказать и относительно «бугских» полупроходных рыб, которые распространены в Днепровско-Бугском лимане у его правой стороны, а на нерест входят только в Ю. Буг: шемая, бугский яровой рыбец, судак-буговец и др. Приведенные факты указывают на то, что, несмотря на слияние дельт Днепра и Ю. Буга, образование общего лимана, весьма благоприятных условий для смешения их ихтиофаун, они остаются более или менее самобытными и в особенности их филогенетически более древние систематические группы. Обособление ихтиофаун этих рек произошло по окончании древнеевксинской эпохи (16), когда в пределы черноморской котловины проникли воды Средиземного моря и произвели не только осолонение вод этого бассейна, но и поднятие их уровня на несколько десятков метров (более 30). Осолонение вод пресноводного бассейна заставило его пресноводную ихтиофауну отступить во впадающие в него реки и на долгое время обособиться в самостоятельные группы. Хотя в позднейшие времена и происходили изменения солености и высоты уровня вод Черноморского бассейна (19), однако раз обособившаяся ихтиофауна сохраняла свою территорию распространения и миграционные пути в границах старых русел рек, несмотря на позднейшее изменение рельефа, слияние их дельт и образования общего лимана. Отсюда мы можем заключить, что миграционные пути рыб есть пути первоначального их расселения и передвижения, которые сохранились и до настоящего времени, независимо от позднейших изменений рельефа и направлений течения рек.

Таким образом, данные, полученные от изучения распространения и миграции проходных и полупроходных рыб Днепра и Ю. Буга, говорят о том, что эти рыбы входят на нерест в те реки, в которых они вывелись сами, как это уже более или менее определенно установлено для лосося-семги (река Выг) (11).

Последний вывод имеет чрезвычайно важное рыбохозяйственное значение, так как мероприятия, принимаемые для увеличения размножения днепровского осетра, сельди и других проходных рыб, увеличивают запасы этих рыб в Днепре, а не в других реках, впадающих в Черное море (Днестр, Дунай и др.). Данные истории ихтиофауны Днепра и Ю. Буга, их экология и распространение утверждают также в правильности этого вывода, а потому рыбоводческие и рыбохозяйственные организации должны учитывать высказанные здесь выводы в своей практической работе относительно рыборазведения и эксплоатации водоемов.

Приведенные здесь выводы, повидимому, подтверждаются данными экологии и морфометрии. Кувшинников (1936) (7), изучавший в течение нескольких лет днепровского осетра, высказывает предположение, что на обширных просторах северо-западной части Черного моря встречаются стада осетровых, связанных с определенными речными системами. Морфометрическая обработка осетров, собранных у косы Тендра, показывает, что их пластические признаки почти совпадают с такими же признаками осетров, выловленных в Днепре во время их нерестовой миграции, и в то же время отличаются от пластических признаков так называемых «вассальских» осетров, распространенных в иных местах северо-западной части Черного моря. Последних Кувшинников относит к осетрам Дунайского бассейна, так как их морфометрические признаки ближе всего подходят к дунайскому осетру. Наконец, Кувшинников на основании своей работы отвергает возможность миграции осетров из Азовского моря и Кавказских берегов в северо-западную часть Черного моря и

наоборот (ч. II, стр. 40), как это предполагалось некоторыми предыдущими авторами.

В заключение следует сказать, что вопрос о связи миграционных путей рыб с геологическим прошлым — вопрос новый, и если изучен, то лишь по некоторым водоемам. В большинстве водоемов нашего Союза этот вопрос остался пока неизученным, а между тем он имеет весьма важное практическое значение для рыбного хозяйства. И если в настоящее время изучены миграционные пути в связи с геологическим прошлым только таких рыб, как угорь, треска, семга и некоторые другие (10), то в ближайшее время следует обратить особенное внимание на других промысловых рыб Белого, Каспийского и в особенности Дальневосточных морей, так как обильные рыбные промыслы рек, впадающих в эти моря, основываются главным образом на проходных и полупроходных рыбах.

ЛИТЕРАТУРА

1. Рябков П. З., Рыболовство Херсонской губ., стр. 92, 93, 1896.—2. Tchihatcheff M. P., Compt. rend. Académ. Sci. Paris, 441—445, 1856.—3. Соколов Н., Труды Геолог. комитета, т. X, № 4, 1895.—4. Егерман Ф. Ф., Труды Госуд. ихтиол. опытной станции, т. III, в. 1, стр. 41—67, 1927.— 5. Сыроватский И. Я., там же, т. IV, в. 2, стр. 158—161, 1929.— 6. Егерман Ф. Ф., там же, т. V, в. 1, стр. 89—91, 1929.— 7. Кувшинников В. Д., Днепровский осетр (рукопись). Архив УкрНИРО, Одесса, 1936.— 8. Кротов А. В., Природа, № 3, стр. 98—99, 1937.— 9. Сыроватский И. Я., ДАН, т. 11, № 3, стр. 197—200, 1934.— 10. Шмидт П. Ю., Природа, № 6, стр. 59—73, 1936.— 11. Берг Л. С., Успехи современной биологии, т. VI, в. 1, стр. 5—18 (указана главная литература), 1937.— 12. Великохатько Ф. Д., Рыбцы (Vimba vimba Linné) Днепра и Буга, изд. Нар. ком. просв. Украины, 1937.— 13. Двойченко П. А., Труды Южной областной мелиорат. организации, в. XV, стр. 25—26, 41—43, 44, 1930.—14. Шмидт П. Ю., Миграция рыб. Биомедгиз, 1936, гл. 3, стр, 309.— 15. Громов В. И. и Мирчинк Г. Ф., Животн. мир СССР, т. 1., стр. 86, 1936.— 16. Архангельский А. Д., и Страхов Н. М., Бюл. Москов, о-ва исп. природы, т. XI, стр. 50, 1932.— 17. Лебедев Н., Рыбное хозяйство СССР. № 9, стр. 13—20, 1936.— 18. Берг Л. С., Известия Академии наук СССР, № 5, стр. 711—732, 1934.— 19. Пясковский П. П., Землеведение, т. XXXV, в. 2, стр. 93—134, 1933.— 20. Сыроватский И. Я., Бюл. Всеукр. гос. черном.-азов. научно-пром. опытной станции, в. 19—20, стр. 1—8, 1927.— 21 Сыроватская Н. И., Укр. отд. Азово-Черном. отд. ин-та морск. рыбн. хозяйства, т. VII, в. 1, стр. 35—36, 1933.

MIGRATION ROUTES OF ANADROMOUS FISHES OF THE BLACK SEA AND THEIR HISTORICAL CAUSES

by F. Velikokhatko

Summary

1. Thus far a thorough study has been made of the migration routes of the fllowing anadromous fishes found in the north-western part of the Black Sea, namely: of Acipenser güldenstädti Brandt, Huso huso (Linné), Acipenser stellatus Pallas, Caspialosa pontica (Eichwald), as well as of the semi-anadromous fishes of the Dnieper and Bug, such as: Vimba vimba vimba natio carinata (Pallas), Vimba vimba vimba infranatio borysthenica Welyk, Vimba vimba bergi Welyk, Chalcalburnus chalcoides danubicus Antipa, Lucioperca marina Cuvier, Rutilus frissii (Nordmann) and Rutilus rutilus heckeli (Nordmann).

2. An investigation of the migration routes of all the above enumerated anadromous and semi-anadromous fishes allowed to establish that their migrations in the Black Sea, Dniepro-Bug estuary and in the Dnieper and Bug had definite directions undoubtedly associated with the proces-

es wchich took place in those regions during a recent geological past. t the same time it was shown that the migration routes of phylogenecally older fishes differed from those of phylogenetically younger ones, eing as a rule connected with more ancient beds of flood-plain rivers nd their pools, as is particularly well-expressed in the delta and the wer part of the Dnieper.

3. There exist winter and summer races among anadromous and emi-anadromous fish (with the exception of Chalcalburnus chalcoides anubicus Antipa and Lucioperca marina Cuvier); the migration routes the former races, as phylogenetically younger ones, do not reveal ıch a strict isolation and directions which may be observed in phyloenetically older races. Therefore in autumn, winter races much oftener nter rivers, which are not proper to them, than do the summer ones in pring.

4. In the Dniepro-Bug estuary the fish are concentrated according eir species, race and even age composition reserving for themselves a efinite part of the species area, the concentration being more or less ronounced in diverse taxonomic groups of fish, which fact equally epends upon the ecological particularities of the species.

5. The above-enumerated species of the Black Sea, wintering close the coasts of the Crimea do not make straight for the Dniepro-Bug stuary, but perform a complicated journey, entering on the way the bay Jarylgatch, and on returning therefrom, travel along the Jarylgatch, endra and Kinburn sandbanks. Having doubled the latter, they penette into the estuary and, ascending along the left shore, enter the nieper from the south-eastern corner.

6. Acipenser stellatus Pallas, wintering off the coast of Odessa, enter e estuary from another direction, and afterwards migrate into the Bug. n leaving the estuary, the semi-anadromous fresh-water fishes are seen migrate as follows: summer races, the phylogenetically older ıes, move along ancient river-beds into either the Dnieper only . rutilus heckeli, V. vimba vimba infranatio borysthenica Welyk) or ıly into the Bug (R. frisii, Lucioperca marina and others,) while winter ces, as phylogenetically young ones, having originated in the modern ver system, migrate along newly formed river beds simultaneously to both rivers.

7. It became possible to explain such mysterious migration routes of ıadromous fishes owing to hydrogeological works of P. A. Dvoitchenko 3) in the north Tauria and of N. Sokolov (3) in the Bug and Dnieper gion, which proved that both those rivers, formed during the Neogene, ıd discharged in the past into the Chaudin basin — the ancient Black ea, by way of two separate deltas. After the Mindel epoch of the uaternary system, the bed of the ancient Dnieper gradually shifted orth and north-west, forming in front of itself a bar in the shape of ng banks, known by the name of Jarylgatch, Tendra and Kinburn ınks, and has quite recently become connected with the mouth of the ıg, giving thus rise to the Dniepro-Bug estuary.

8. The delta of the Bug communicated with that of the Dniester at e far end of the modern Black Sea, or else they might for a certain me approach each other at their mouths.

9. Assuming that the spawning migrations of the fish originated at e same time as the contemporary external conditions began to be rmed, and under their immediate influence, we find it quite compreensible, that the modern wintering places of anadromous sturgeous ıd their allies as well as those of herrings were located in the sea in ont of the mouths of the Dnieper and Bug or, so to say, off the seaore.

10. The present migration routes of fish are the routes of their original progression and dispersal, which have remained unaltered even until now, without being affected by later changes in the relief and course of rivers.

11. The study of the distribution and migration of anadromous and semi-anadromous fishes shows that the above species enter for spawning those rivers in which they themselves have been hatched.

12. The later conclusion, which proves to be confirmed, too, by the history and ecology of the ichtyofauna of the Dnieper and Bug, is of great importance for fisheries, because measures undertaken with the purpose of increasing the multiplication of the Dnieper sturgeon, herring and other fishes, augment their number in the Dnieper only, and not in other rivers falling into the Black Sea.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 5

ДЕЙСТВИЕ ВОД ЧЕРНОГО И КАСПИЙСКОГО МОРЕЙ ПОНИЖЕННОЙ И ПОВЫШЕННОЙ СОЛЕНОСТИ НА НЕКОТОРЫХ ЧЕРНОМОРСКИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

(К вопросу об акклиматизации черноморских беспозвоночных в Каспийском море)

Часть I. ПЕРЕЖИВАНИЕ И ИЗМЕНЕНИЕ ВЕСА

Проф. Л. Зенкевич

Из кафедры зоологии беспозвоночных МГУ и лаборатории бентоса ВНИРО

ВВЕДЕНИЕ

Вопросы акклиматизации наземных животных, в меньшей степени пресноводных рыб, довольно давно перешли из фазы теоретических рассуждений и опытов в фазу конкретного осуществления. Под воздействием человека произошла резкая реконструкция фауны некоторых островов и материков, причем реконструкция фауны происходила под влиянием акклиматизации одних форм и уничтожения других. Для пресных водоемов акклиматизационные мероприятия не получали такого крупного развития, как для суши, однако целый ряд пресноводных рыб стал обычным объектом акклиматизации (лососевые, сиговые, карповые и другие рыбы).

В дальнейшем, конечно, придется все более и более ставить вопросы акклиматизации в центр внимания биологов, и в связи с этим можно отметить имеющееся в настоящее время полное отсутствие теории этого вопроса. Наиболее серьезное значение имеет разработка следующих трех вопросов: 1) всегда ли и любой ли тип биоценоза допускает введение новых форм и успешное развитие этих последних в новых условиях; 2) какие фазы развития претерпевает в новых условиях внесенная туда форма; 3) каковы те перестройки, которые претерпевает биоценоз суши или водоема при вселении нового объекта, если развитие последнего идет успешно. Ни по одному из этих трех вопросов мы не располагаем пока никаким материалом. Приходится жалеть, что такие беспримерные случаи, как массовое развитие в Каспийском море случайно завезенных туда Mytilaster lineatus и Leander adspersus и акклиматизированной кефали, остались и остаются без всякого биологического наблюдения. Мы знаем только, что Mytilaster показал пример необыкновенно бурного развития, что он вытеснил и заменил собой в какой-то части дрейссен и что он дает плотности поселения, значительно превышающие таковые у дрейссен. Мы можем предполагать, что Leander стал сильным конкурентом крупных Mysidacea; ведь он вылавливается в рыболовные сети в виде прилова уже миллионами штук. Мы знаем, что кефаль уже входит на Каспийском море в промысел.

Какова же в целом биологическая значимость этих явлений массового рызвития в новом ареале, мы не знаем. Таким образом, мы теряем совершенно бесценный материал для выяснения основных закономерностей, сопутствующих массовому развитию в Кайспийском море новых форм, и для обоснования дальнейшего развития акклиматизационных перспектив. Для морских водоемов это дело находится вообще в самой начальной фазе. Казалось бы, все моря находятся в свободном сообщении друг с другом, и морские организмы имеют свободный доступ во все уголки мирового океана, где факторы среды допускают возможность их существования. И действительно, для громадной части мирового океана вопросы акклиматизации в настоящее время не могут быть поставлены. Однако и для открытых морских водоемов можно говорить об акклиматизации в тех случаях, когда мы имеем длительную разобщенность населяющих их фаун при относительно сходных условиях внешней среды. Особенно благоприятный для акклиматизации материал можно получить в том случае, если разобщенные морские фауны длительно существовали и формировались под воздействием сходных климатических условий. Одинаковая исходная фауна, при наибольшем возможном в конкретной действительности сходстве условий существования, при наличии длительной разобщенности неизбежно даст различный результат, причем не подлежит сомнению возможность существования одной фауны в условиях другой. Как известно, современная тропическая фауна развилась из единой меловой и третичной фауны простиравшегося в широтном направлении моря Тэтис, образовавшей в дальнейшем четыре дочерних фауны—западную и восточную атлантические, западную и восточную тихоокеанские, разъединенные друг от друга с одной стороны наступившими меридиональными соединениями материков, с другой—центральными впадинами обоих океанов. Несмотря на то, что эти четыре дочерних фауны существуют раздельно сравнительно недавнее время и условия их существования в общем чрезвычайно сходны, каждая из этих фаун характеризуется резко выраженным эндемизмом, причем, чем меньше систематическая группа, тем резче эндемизм. С тихоокеанской стороны тропической Америки обитает около 250 видов и 110 родов крабов. Не менее 211 видов из них (84%) представляют собой эндемиков, эндемичных же родов только 14 (12,7%), хотя Панамский перешеек образовался всего лишь в миоцене. Из обитающих в атлантической тропической Америке горгонарий эндемичных видов 90%, а родов 55%. Есть группы, нацело эндемичные по видам, например, Crinoidea, эндемичных же родов лилий только 80%. Из 350 видов крабов, обитающих по восточной стороне тропической Америки, только несколько выше 4% встречается также по восточной стороне Атлантического океана. Этот эндемизм есть результат более или менее длительной разобщенности и самостоятельно идущего в разобщенных районах процесса видообразования. Характерно при этом, что наиболее типичные массовые формы оказываются как раз эндемиками.

Вряд ли можно сомневаться в том, что различия в арктической и антарктической фаунах исчезли бы, если бы существовала возможность беспрепятственного обмена между обеими фаунами, если бы их не разделяла широкая и непереходимая в настоящее время для большинства представителей зона теплых морей. Несомненно, что большинство антарктических животных могли бы существовать в Арктике, если бы были сюда перенесены кем-либо и, наоборот,—арктические в Антарктике. Примером тому служит большое количество арктических форм, продвинутых ледниковой эпохой через тропический пояс в Антарктику (биполярные формы).

Имеются еще два больших морских участка, фауны которых существуют при сходных условиях внешней среды, но имеют существенные черты различия, так как в течение длительных периодов фауны этих районов почти не имели возможности обмена. Я имею в виду фауны северных частей Атлантического и Тихого океанов. Можно ли сомневаться в том, что большинство форм, населяющих северные части Тихого океана, смогли бы существовать в северных частях Атлантического океана, если бы были сюда перенесены, и, наоборот,—атлантические формы в Тихом океане. Сравнительную качественную бедность фауны северной части Атлантики Экман объясняет имевшим место вымиранием в течение наступившей неблагоприятной климатической фазы. Ныне же этот фактор уже отпал, но тихоокеанская фауна не имеет путей проникновения на запад в Атлантический океан. Арктические условия Северного Полярного бассейна не дают возможности массового проникновения в силу своей суровости, южный же путь слишком тепел. В аналогичном положении находятся также и разобщенные ныне части циркумтропической фауны.

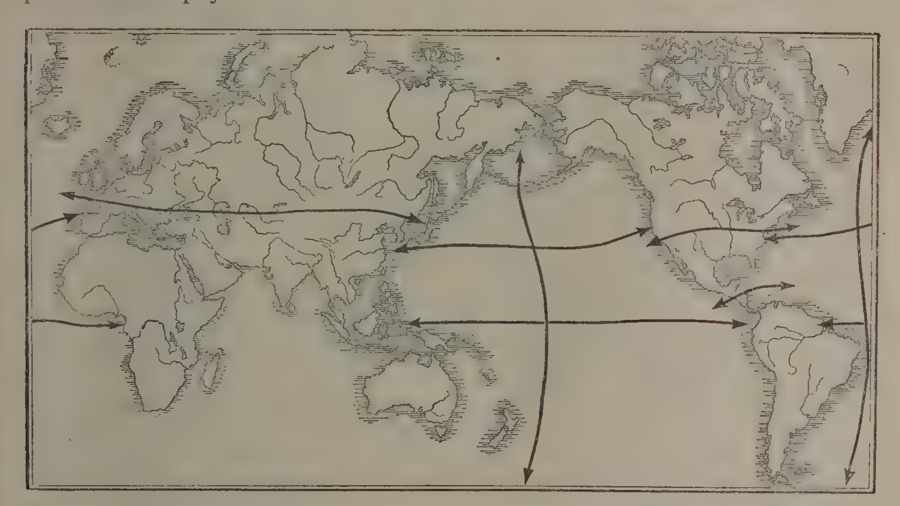


Рис. 1. Основные возможные пути акклиматизации для полярных, амфибореальных, атлантических, пасифических и тропических фаун

Мне кажется совершенно несомненным, что в недалеком будущем акклиматизационный обмен представителями морских фаун в указанных выше возможных направлениях вырастет в большую народнохозяйственную проблему (рис. 1).

Мы уже встали на путь разрешения проблемы акклиматизации тихоокеанских форм в бассейне Атлантического океана—камчатский краб и лососевые—это только первые у нас опыты. Невелик также и заграничный опыт. Производилась пересадка некоторых промысловых морских беспозвоночных с восточных побережий Америки на западные. Случайно был перенесен вместе с атлантической устрицей в Калифорнию моллюск *Mya arenaria* и успешно расселился в Тихом океане. Замечательно то, что из того же района Калифорнии *Mya arenaria* известна из отложений плиоцена, но затем по каким-то причинам вымерла.

Однако в мою задачу сейчас не входит детальнее рассматривать эти возможные акклиматизационные линии.

Среди наших морских водоемов мы имеем ряд водоемов, в отношении которых проблема акклиматизации встает, в силу ряда спе-

цифических моментов, с особой силой и значением. Таковыми являются Черное, Азовское, Каспийское и Аральское моря.

Нам известно, что исходная фауна для всех этих морей была единая—фауна Сарматского бассейна. Дальнейшая судьба каждого водоема была различна и привела к современному их состоянию, причем в Черном и Азовском морях основную роль играет вторично проникшая сюда средиземноморская фауна, автохтонная же оказалась замкнутой в наиболее опресненных участках. В Каспийском море автохтонная фауна играет основную роль, в Аральском море автохтонная фауна выражена наиболее слабо и сильнее всего примесь пресноводных форм. Значительную роль в изменении фауны Каспийского и особенно Аральского морей сыграли имевшие место многочисленные изменения солености, то доводившие соленость почти до пресной воды, то значительно ее поднимавшие[1]. В настоящее время соленость всех четырех водоемов весьма близка, если брать по общей сумме солей. Наиболее отклоняется соленость Черного моря, имеющего в поверхностных слоях около 18$^0/_{00}$. Средняя соленость Азовского моря 9—12$^0/_{00}$. Каспийское море в южной части в поверхностном слое имеет соленость, близкую к 13%. и средняя соленость Аральского моря—11$^0/_{00}$. Что касается фауны Аральского моря, то до настоящего времени остается не вполне понятной бедность ее автохтонными каспийскими элементами. Претерпевал ли этот водоем полное опреснение, или резкое осолонение, или даже полное высыхание, мы не знаем. Подвергается сомнению даже факт вероятия соединения Аральского моря с Каспийским в постплиоценовое время. Современным же солевым режимом Аральского моря вряд ли можно объяснить столь резкое обеднение его фауны каспийскими элементами.

Кроме того, некоторые представители средиземноморской фауны прорвались в Каспийское море и даже частично в Аральское. Среди них имеется несколько форм, проникших в Каспийское море совсем в недавнее время (Leander adspersus, Mytilaster lineatus, Rhizosolenia calcar avis, кефаль).

То исключительно бурное развитие, которое получили недавно попавшие в Каспий представители средиземноморской фауны, показывает, насколько подходящей для их развития средой явилось Каспийское море и насколько велики потенциальные возможности для средиземноморской фауны в заселении Каспийского моря. Странно было бы думать, что этими формами исчерпываются все возможности использования средиземноморской фауны для целей акклиматизации в Каспийском море (рис. 2).

Вполне возможно также ставить вопрос о переносе в Каспийское море некоторых форм из Балтийского моря, так как подобно фауне Черного и Азовского морей фауна Балтийского моря уже приспособилась к условиям сильно пониженной солености (4—8$^0/_{00}$). Наибольшим затруднением в данном случае может явиться высокая летняя температура Каспия, однако мы находим в нем и ныне немалое число пришельцев с севера, представителей так называемого арктического реликтового комплекта, сумевших отлично в нем акклиматизироваться.

Наконец, можно думать и о переносе ряда форм с Дальнего Востока, где имеется немало ценных форм рыб[2] и беспозвоночных, привязанных к солоноватоводным зонам.

---

[1] Анализ взглядов на причину исключительной бедности «морскими» элементами фауны Аральского моря можно найти в работе В. Н. Беклемишева, Новые данные по фауне Арала, Русский гидробиологический журнал, т. I, 1922.

[2] Такое предложение было сделано А. Н. Державиным. См. нашу работу—Успехи изучения морской фауны СССР за 20 лет. Зоолог. журнал, № 5, 1937.

Можно было бы спросить, почему вообще приходится ставить вопрос об акклиматизации беспозвоночных в Каспийском и Араль. ском морях.

Во-первых, мы имеем весьма резкое понижение показателей биомассы, переходя от Азовского моря к Каспийскому и Аральскому, что может быть иллюстрировано схемой, составленной Я. А. Бирштейном (рис. 3). Объяснение этому идущему с запада на восток уменьшению биомассы бентоса следует искать как в общих условиях, определяющих интенсивность явлений биологической продуктивности, так и в особенностях населяющих их фаун.

Во-вторых, надо отметить характерное отсутствие в Каспийском море ряда групп, обычных в морских бассейнах, в том числе и в соседних Черном и Азовском морях. Укажем на выпадение почти полностью полихет, полностью крабов, многих двустворчатых моллюсков и т. д., представляющих большое кормовое значение для рыб в других водоемах. При переносе в Каспийское море новых форм вполне возможно при выборе их руководствоваться большей

Рис. 2. Основной состав фауны Азовского, Каспийского и Аральского морей по происхождению и возможные пути акклиматизации

жизненной стойкостью (выносливость к обеднению среды кислородом), вообще большей эвритопностью, более высоким показателем продуктивности, большей плодовитостью, более быстрым темпом роста и т. д. Таким образом, обращая внимание на указанные выше свойства, мы имеем возможность повысить продуктивные свойства водоема как в отношении биомассы, так и в отношении продукции. Особенно это применимо к Каспийскому морю. Динамика вод Каспийского моря при наличии глубоких впадин Среднего и Южного Каспия обусловливает обильный снос в эти впадины больших количеств органических веществ. От набора форм, составляющих фауну, зависит задержать на опоясывающих глубины мелководьях большее или меньшее количество органических веществ.

Нельзя не считаться также и с высказанным нами ранее соображением о вероятности наличия у представителей каспийской автохтонной фауны более низкого биотического потенциала по сравнению с фауной открытых морей, что может обусловливаться длительным геологическим периодом неустойчивого солевого режима во-

доема. Наряду с вымиранием ряда групп морской фауны могло итти также и общее ослабление жизненной устойчивости пережи вавших групп, что не могло, вероятно, не отразиться также и н их продуктивных свойствах. Чрезвычайно поучительными примерам являются недавние случайные вселенцы в Каспийское море. Mytila ster lineatus, попав в Каспийское море около 20 лет назад, дал нем крайне резко выраженную вспышку развития и в значительно степени вытеснил каспийского автохтона дрейссену, оказавшуюс пока бессильной в борьбе с сильным средиземноморским вселенцем Leander adspersus, вероятно, оказался столь же сильным конкурен

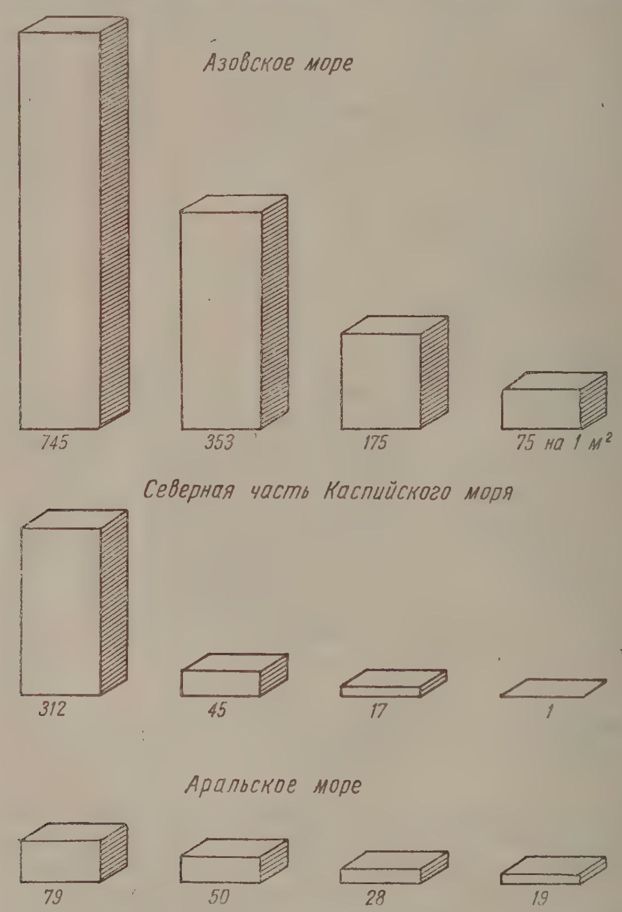


Рис. 3. Сравнительный количественный состав основных комплексов бентоса Азовского, Каспийского и Аральского морей (в граммах на 1 м²) (по Бирштейну)

том некоторым формам каспийских мизид. Распространению в новом ареале нередко сопутствует именно такой резкий эффект—в сво время громадную вспышку развития дала в наших внутренних водо емах канадская элодея. В течение последних 25 лет не менее ярки пример дает в бассейне Балтийского моря китайский краб Eriocher sinensis.

Весьма вероятно, что период бурного развития для каждой и этих форм должен затем смениться сильным падением кривой мас сового развития.

Очень важным моментом являются те отличия соленого состава, которые мы имеем в каспийской и особенно аральской воде по сравнению с водой открытых морей. Хорошо известно, что основные отличия сводятся к относительно нарастающему по мере продвижения на восток содержанию Mg, Ca и SO_4 при постепенном убывании Na и Cl.

Солевой состав воды южнорусских морей, выраженный в процент-эквивалентах (из Беклемишева и Баскиной)

Вода	Na	K	Ca	Mg	Cl	SO_4	CO_3
Аральская	29.2	0.8	6.2	13.8	30.9	18.5	0.6
Каспийская	31.6	0.4	3.5	14.5	34.9	14.6	0.5
Черноморская	38.2	1.2	1.7	8.9	44.9	4.5	0.6

Фауна наших южных водоемов существует при соленостях не свыше $19^0/_{00}$, т. е. несколько более половинной солености мирового океана, причем значительные районы существуют при значительно более низкой солености с постепенным переходом к пресной воде устьев рек. Особенно велики эти районы в Азовском и Каспийском морях. Без учета этой специфической характерной особенности наших южных водоемов, их солоноватоводности нельзя правильно представить себе и всей картины биологической продуктивности, в них развертывающейся. Иначе говоря, жизненные явления в Черном Азовском и Каспийском морях должны рассматриваться как проблема солоноватоводности, осуществленная в громадном масштабе. В этом отношении только Балтийское море может быть поставлено в ряд с нашими южными водоемами. Это определяет применительно к ним и основное направление исследовательской деятельности в области гидробиологии. Очень интересные работы по выяснению воздействия на некоторых пресноводных Cladocera черноморской, каспийской и аральской воды были проведены В. Н. Беклемишевым и В. П. Баскиной[1]. Авторы приходят к выводу, что «в Аральской воде отношение Mg к Ca невелико (1,34) и дафнии здесь живут лучше, чем в каспийской и черноморской водах, где отношения эти значительно выше. Кроме того, для двух последних род отношения Ca и Mg близки между собой, и выживаемости Daphnia в этих водах также очень близки, а несколько меньшая ядовитость каспийской воды по сравнению с черноморской как раз соответствует несколько более высокому отношению Mg и Ca в этой последней. Мы должны принять в качестве рабочей гипотезы, что главным ограничивающим фактором при расселении Daphnia, а может быть, и большинства других Cladocera в солоноватых водах является, наряду с высоким осмотическим давлением, ядовитое действие чрезмерных концентраций ионов магния, неуравновешенных достаточным количеством кальциевых солей». В общем, аральская вода оказалась заметно менее ядовитой для Daphnia pulex, чем каспий-

[1] Баскина В., Экспериментальные предпосылки к экологической географии внутренних морей. I. Физиологическая неоднородность воды морской и аральской для пресноводных животных. Изв. Биол. научно-исслед. ин-та при Пермском ун-те VI.5.1928.

Беклемишев и В. Баскина, Основная причина меньшей ядовитости аральской воды по сравнению с черноморской и каспийской при действии на Cladocera. Ibidem VIII.9—10.1930.

ская, а каспийская и черноморская по своему действию на D. pulex весьма близки.

Данные Беклемишева и Баскиной дают основание предполагать, что при перенесении представителей черноморской фауны в каспийскую и аральскую воду эффект получится обратный, т. е. они легко приспособятся к каспийской воде и труднее к аральской.

В предыдущих моих статьях совместно с Я. А. Бирштейном было дано предварительное обоснование предположения о возможности и хозяйственной целесообразности введения в фауну в первую очередь Кайспийского, а затем и Аральского морей новых компонентов фауны [1]. Для Каспийского моря материал для акклиматизации следует искать в первую очередь в Черном и Азовском морях, наиболее подходящих к Каспийскому морю по своему солевому и температурному режиму. Затем может быть использована также фауна Балтийского моря и солоноватоводная фауна дальневосточных морей. Само собой разумеется, что при этом следует иметь в виду

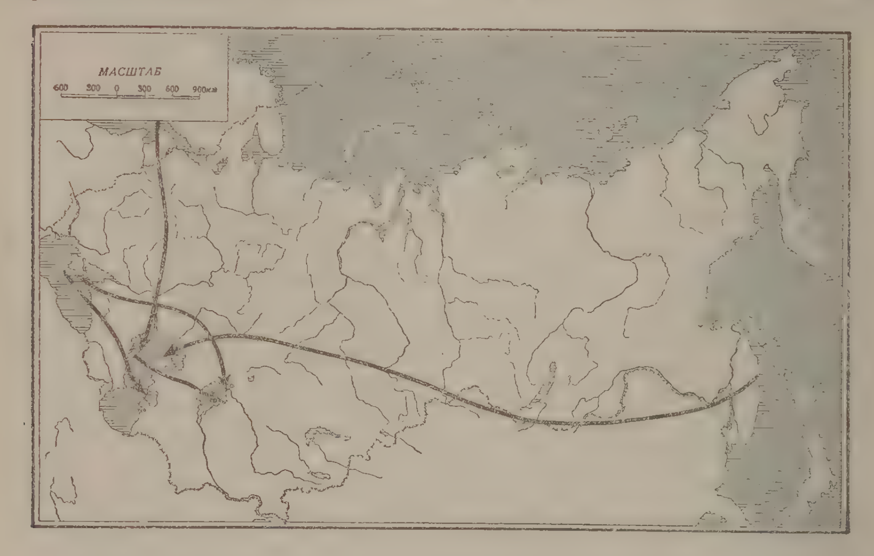


Рис. 4. Возможные источники акклиматизации для Каспийского и Аральского морей

формы промысловые и могущие стать ценными кормовыми объектами для каспийских промысловых рыб, имеющие высокие кормовые показатели и обладающие способностью к обильному размножению и быстрому росту.

Фауна Каспийского моря со своей стороны могла бы дать много ценного акклиматизационного материала для Аральского моря, причем в этот материал могли бы в дальнейшем включаться и те формы чуждых Каспию фаун, которые в нем успешно акклиматизировались. Мысль об использовании для Аральского моря каспийского акклиматизационного фонда была высказана также А. Л. Бенингом для Corophium curvispinum [2] (рис. 4).

---

[1] Зенкевич Л. и Бирштейн Я., О возможных мероприятиях по повышению продуктивных свойств Каспия и Арала. Рыбное хозяйство СССР, № 3, 1934.

Они же, К вопросу об акклиматизации в Каспийском и Аральском морях новых видов животных, Зоол. журнал, № 3, 1937.

Они же, Об акклиматизации в Аральском море новых кормовых форм. Рыбное хоз. СССР, 1937.

[2] Бенинг А. Л., Природа, № 4, 1936.

Нам совершенно ясно, что весь данный вопрос в дальнейшем должен будет вырасти в большую народнохозяйственную проблему, требующую самого углубленного теоретического изучения со многих сторон. Кафедра зоологии беспозвоночных МГУ и Лаборатория бентоса ВНИРО в целях конкретной разработки этой проблемы приступили в 1936 г. к изучению воздействия изменения солености (понижение и повышение) черноморской, азовской, каспийской и аральской воды на массовые, в основном кормовые (для рыб) формы беспозвоночных черноморско-азовской фауны — в целях выбора того набора форм, который лучше всего переносит существование в каспийской воде.

Кроме того, эти исследования можно рассматривать с другой стороны, как начало более углубленного экспериментального экологического изучения массовых форм беспозвоночных наших морей. Развитие гидробиологии уже давно настоятельно требует перехода на этот путь. Все массовые формы, особенно кормовые для рыб, должны подвергнуться самому тщательному биологическому изучению. Продолжительность жизни, темп роста, сроки и интенсивность размножения, пищевые взаимоотношения, зависимость изменения этих и других жизненных проявлений от изменений факторов среды (температура, $S^0/_{00}$, O_2 и др.) и окружающих животное других организмов — вот основные вопросы, подлежащие разрешению, без чего дальнейшее успешное развитие изучения явлений биологической продуктивности в море вряд ли возможно.

Исследования были организованы в двух пунктах: на Севастопольской биологической станции Академии наук СССР и в специально оборудованной временной лаборатории ВНИРО в Бердянске. Работа в этих двух пунктах пошла несколько разными путями. Во-первых, пришлось работать с различными объектами. Во-вторых, в Бердянске главное внимание в 1936 г. было обращено на процессы дыхания при изменении солености в азовской и каспийской воде, а в Севастополе в основном изучалось изменение веса и способность к длительному переживанию черноморских форм в каспийской воде. В 1937 г. в обоих пунктах были добавлены криоскопические исследования и, кроме того, в Севастополе мы получили возможность вести исследования и с аральской водой. Каспийская и аральская вода была доставлена в Севастополь и Бердянск из Баку и Аральска.

Способности морских организмов обитать в опресненной и пресной воде и пресноводных в морской давно уже интересовали ученых. Еще Beudant в 1816 г. ставил интересные эксперименты с пресноводными моллюсками (Physa, Planorbis, Limnaea и Ancylus). Он переносил их в морскую воду, и при переносе прямо в морскую воду полной солености животные быстро гибли, при постепенном же повышении концентрации до $40^0/_{00}$ моллюски выживали в течение 5 месяцев.

В дальнейшем, при изучении воздействия на морские организмы воды иной концентрации опресненной или пресной воды, и соответственно на пресноводных морской воды применялись в основном следующие методы:

1. Длительность переживания и способность к размножению в новой среде.
2. Изменение веса или объема.
3. Изменение солености внутренней среды (полостная жидкость).
4. Изменение процесса дыхания.

При этом исследователи пользовались в своих опытах либо натуральной (или искуственной) морской водой, либо, составляя воду, вводили в раствор избыток одной соли, доводя раствор до одинако-

вого осмотического давления с исходной средой. Обычно пользуются при этом переносом в новую среду без приучения в промежуточных средах; иногда же применялись и промежуточные среды.

Во время наших трехлетних исследований на Севастопольской биологической станции мы старались охватить наблюдением по возможности большое число форм для того, чтобы, помимо выполнения основной задачи исследования, получить для черноморской фауны в целом характерные показатели выносливости к понижению солености и к каспийской и аральской воде. В нашу задачу не входило выяснять сущность осморегуляторных процессов, т. е. наша работа не имела физиологической установки. Мы рассматриваем свои исследования как исследования экологические и гидробиологические, имеющие целью дать некоторые массовые экологические характеристики черноморской фауны как фауны, обитающей в условиях значительно пониженной солености, если рассматривать эту фауну как производное средиземноморской фауны. Интерес представляло исследовать, каково отношение этой эвригалинной фауны к дальнейшему понижению солености, в какой мере существование черноморской фауны в условиях пониженной солености отражается на процессах биологического продуцирования.

МЕТОДИКА

Во всех наших опытах с черноморскими животными мы содержали их в небольших банках в объемах воды 250—500 см^3 и без продувания, так как система продувания не была у нас нужным образом налажена. Хорошо аэрированная вода сменялась обычно 2 раза в сутки—утром и вечером. Разводилась морская вода водопроводной, концентрировалась выпариванием на солнце.

Взвешивание организмов производилось с точностью до 0.01 г.

Определение солености полостной жидкости по точке плавления определялось микрокриоскопическим способом в приборе конструкции Е. Веселова.

Колебания в температуре воды за все время опытов не превышали 3° (23°—26°), и поэтому мы их не учитываем в графическом материале.

НАБЛЮДЕНИЯ НАД ПЕРЕЖИВАНИЕМ ЧЕРНОМОРСКИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В КАСПИЙСКОЙ ВОДЕ

Большого числа специальных серий на длительность выживаемости черноморских форм в каспийской и аральской воде мы не ставили. Срок наших работ оба лета был невелик и главное внимание было обращено на изменение веса и внутренней солености. Однако попутно многие формы выдерживались длительно в каспийской воде и отчасти в аральской (до 50 дней).

Для ряда форм мы не могли установить почти никаких различий в переживаемости в черноморской и каспийской воде. К таким формам относятся Nereis diversicolor, Nereis succinea, Syndesmya ovata, Mytilaster lineatus, Cardium edule, Leander adspersus. Для других форм в каспийской воде можно было установить несколько большую смертность — Pecten ponticus, Nereis cultrifera, Arenicola grubei, но главным образом в пониженной концентрации. Однако в отдельных случаях некоторые экземпляры даже этих форм хорошо обживались в каспийской воде.

Нам хотелось также попытаться получить для некоторых форм развитие в каспийской воде. С большим успехом этого удалось добиться для Nereis succinea и довести развитие ее в каспийской воде до поздних стадий трохофоры. Этому посвящена отдельная

работа Г. М. Беляева, которым и были получены эти ценные результаты.

Личинки Ostrea edulis чувствовали себя в каспийской воде не хуже, чем в черноморской[1].

НАБЛЮДЕНИЯ НАД ИЗМЕНЕНИЕМ ВЕСА

Наблюдения над изменением веса морского животного при изменении солености внешней среды вошли в практику довольно давно и получили в аналогичных исследованиях широкое распространение. Еще Quinton (1900) наблюдал изменение веса у Aplysia, Sipunculus и Arenicola в измененной солености среды. Продолжили эти работы Schücking (1902) на Sipunculus, Garrey (1905) на Asterias, Nereis и Chaetopterus, Dakin (1908) на Cancer pagurus, Hyas araneus, Doris tuberculata и Arenicola marina и, наконец, Dekhuizen (1920) наблюдал изменение веса у Phascolosoma vulgare, пересаженной в дестиллированную воду.

Обычно производят обсушивание вынутых из воды животных фильтровальной бумагой и взвешивание на обыкновенных весах. Тарусовым (1930) для взвешиваний в воде мелких объектов были сконструированы микровесы, дававшие точность до 0,0001—0,0003 мг. Действующая часть прибора — стеклянная нить. Отсчеты производились при помощи микроскопа с микрометр-окуляром.

Интересное видоизменение весового метода — определение объема тела — было введено E. Weil и F. Pantin (1931) для Gunda ulvae. Червячок после переноса из нормальной концентрации в разной степени разведенную морскую воду зажимался между двумя стеклами, с постоянным расстоянием между ними. Объем червячка определялся по площади, занятой сплюснутым телом червя. В дальнейшем весовым методом пользовались и пользуются почти все исследователи, работавшие по данному вопросу (Тарусов, 1927 и 1930, Weil и Pantin, 1931, Beadle, 1931, 1935, 1937, Sayles, 1935, A. Claus, 1937, Dakin и Edmonds 1931 и др.).

По изменению веса низших морских беспозвоночных, при переносе их в разбавленную морскую воду, мы почти не имеем данных. O. Hykes (1929, 1930) наблюдал изменение веса тела двух видов Beroe (ovata и forskali), при содержании в морской воде, разбавленной на 5, 10, 15, 20, 25 и 30% дестиллированной водой. Ктенофоры сначала увеличивали вес, а затем постепенно восстанавливали первоначальный вес. Увеличение веса достигало 350%. При разведении воды свыше 30% животные погибали.

Первое обобщение данных по изменению веса морских животных при переносе их в воду пониженной солевой концентрации дал применительно к крабам Шлипер (1929) на хорошо известном графике (рис. 5). Шлипер пересаживал некоторых крабов (Carcinus maenas, Cancer pagurus и Hyas araneus) из воды солености 32‰ в воду 20‰. При этом оказалось, что Hyas araneus значительно повышает вес и гибнет через несколько часов в малосоленой воде.

---

[1] М. М. Брискиной сделана интересная литературная находка. Оказывается, в 1897 г. промышленником Македонским была организована в промысловых целях пересадка в Каспийское море черноморской устрицы. Однако желаемого результата не получилось, и устрица в Каспийском море не только не получила промыслового развития, но и вообще не удержалась и в дальнейшем вымерла. Интересно также то, что на некоторых из пересаженных устриц сидели, прикрепившись, мидии.

Могла бы возникнуть мысль о возможности заноса именно при этой пересадке в Каспийское море Mytilaster lineatus, если бы он мог сидеть, прикрепившись, на раковинах устриц. Однако, как будто, митилястер не прикрепляется к устрицам. Но, с другой стороны, и мидия, если это была она, не получила развития в Каспийском море.

Некоторые экземпляры Cancer pagurus ведут себя так же, как H. araneus, другие же, подняв вес на 2,5% (через 4 часа), в дальнейшем приводят его в норму и хорошо переживают в новой среде. Carcinus maenas веса не меняет и легко переносит перенос в воду пониженной солености. Однако даже у Hyas повышение веса не превышает 10%. Не меняет своего веса при изменении солености китайский краб, Eriocheir sinensis, обитатель солоноватых и пресных вод (Schlieper, 1929 и 1935) и почти не меняет веса Portunus puber (Hukuda, 1932).

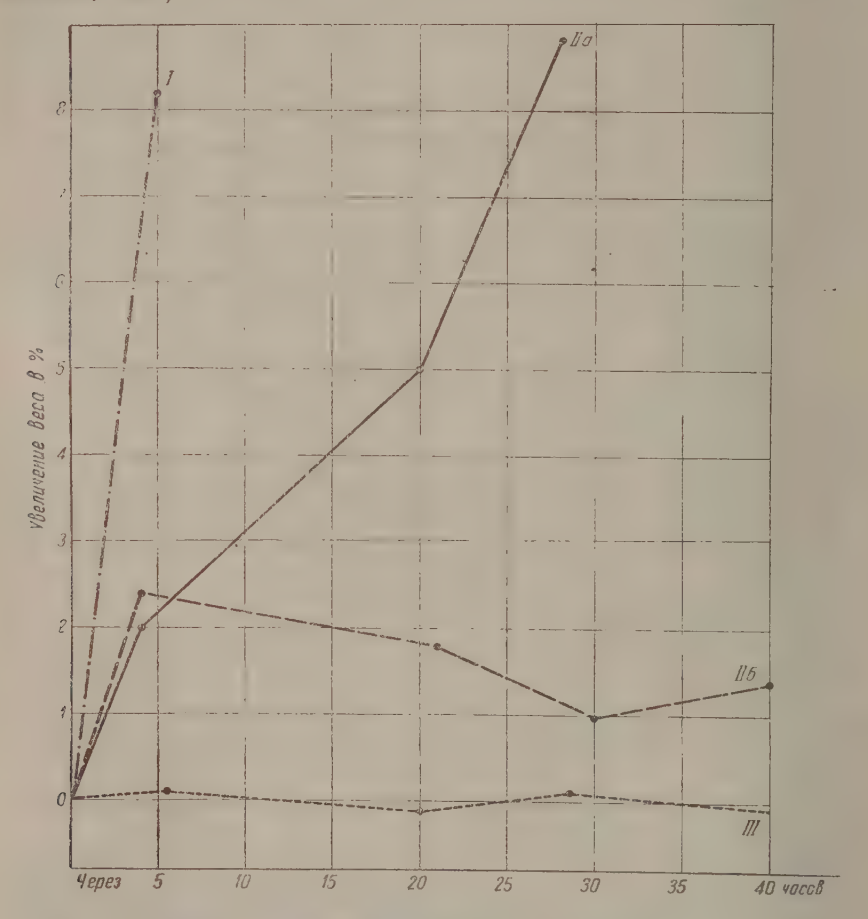


Рис. 5. Изменение веса некоторых крабов при перенесении их из морской воды $32^0/_{00}$ в воду $20^0/_{00}$ (по Schlieper). I—Hyas araneus; II—Cancer pagurus; III—Carcinus maenas

Dakin и Edmonds (1931) установили то же для австралийских крабов мангровых зарослей — Helaecius cardiformis, Sesarma erythrodactyla и Sesarma sp.

Оба краба оказались вполне гомойосмотичными. Наблюдения Dakin и Edmonds над брюхоногим моллюском того же района Onchidium chamaeleon (Pulmonata) показали, что он, не обладая хорошо защищающими покровами тела, в наполовину разведенной морской воде через 8 часов увеличивает свой вес вдвое, но в дальнейшем легко осваивается с резкими изменениями солености и обладает хорошими осморегуляторными способностями (гомойосмотичен).

Вероятно, фауна мангровых зарослей, так же как и солоноватоводная фауна, дает значительное количество представителей с хорошей осморегуляцией, либо не изменяющей веса при колебании солености, либо легко переносящей значительное разбухание в опресненной воде и без вреда для себя восстанавливающей первоначальный объем.

Помимо ракообразных (крабов), имеются еще для членистоногих интересные данные A. Claus (1937) по изменению веса при изменении солености внешней среды у солоноватоводных и пресноводных клопов представителей семейства Sigaridae. Типичный обитатель солоноватоводных зон (Балтийское море) водяной клоп Sigara lugubris при переводе в разбавленную и концентрированную воду за пределами обычных для него колебаний солености (5—18$^0/_{00}$) претерпевает повышение (7,5%) и понижение (4,5%) веса, в пределах же обычных для него соленостей веса почти не изменяет (рис. 6). Вся амплитуда изменений веса при изменении внешней солености от 0 до 25$^0/_{00}$ укладывается в 13%. Claus выдерживал животных в течение суток в пресной воде, а затем помещал их в различные солености до 15$^0/_{00}$ и измерял вес через 2 часа после помещения в новую среду. Этот факт сохранения постоянного веса в пределах обычных для животного колебаний солености отмечается Клаусом впервые и на других объектах замечен не был. При изменении концентрации полостной жидкости подобная закономерность наблюдалась, как мы увидим дальше, на ряде форм, для изменения же веса— это первые данные.

Значительно большее изменение веса при изменении солености внешней среды, чем членистоногие, дают черви, не защищенные от внешней среды столь прочными покровами. Так, по данным Weil и Pantin (1931), весьма эвригалинная Gunda ulvae, помещенная в пресную воду, уже через 40—80 минут увеличивает свой объем в два и даже в два с половиной раза (рис. 7). В дальнейшем Gunda ulvae в значительно пониженной солености восстанавливает первоначальный объем. Тщательные наблюдения за изменением веса Nereis diversicolor и N. cultrifera, проведенные Beadle (1931) (рис. 8), показали, что при перенесении N. diversicolor из морской воды в воду около 9$^0/_{00}$ животное увеличивает вес на 70%, а в дальнейшем вес червя уменьшается. В солености около 5,8$^0/_{00}$ вес увеличивается на 150% и также животное не погибает и уменьшает в дальнейшем свой вес. Более эвригалинная N. cultrifera увеличивает вес значительно больше — при 9$^0/_{00}$ на 150%, при 5,8$^0/_{00}$ – на 200% и черви в дальнейшем гибнут. Beadle показал также (1937), что результаты наблюдений над изменением веса зимой и летом значительно расходятся. Летом абсорбция воды значительно больше, чем зимой (рис. 9), и максимальный вес наступает летом быстрее (через 5—7 часов), чем зимой (через 24—30 часов). Затем Beadle показал, что если сопоставить наблюдаемое изменение веса у N. diversicolor с изменением солевой концентрации полостной жидкости, то оказывается, что увеличение веса при перенесении червя во вчетверо разведенную морскую воду меньше, чем должно было бы быть, если его расчислить по изменению концентрации полостной жидкости (рис. 10). Объяснение этому Beadle считает возможным искать либо в выносе солей наружу через стенку тела, либо в удалении части полостной жидкости через нефридии простым выдавливанием, вследствие общего сокращения мускулатуры стенки тела. Впрочем, к этому последнему выводу пришел несколько ранее и Шлипер (1935). Бидль обращает внимание на то, что в течение первого получаса после переноса червя в воду пониженной солености, когда наиболее сильна разница в солевой концентрации наружной и внутренней сред, обе кривые—

теоретическая и эмпирическая — совпадают. Это заставляет автора склоняться ко второму решения вопроса, т. е. к наличию прямого удаления части полостной жидкости через нефридии. Подтверждение этому Бидль видит также и в том, что, согласно его наблюдениям, абсорбированная жидкость лишь короткое время находится в тканях червя, а затем собирается в полости тела, откуда и может



Рис. 6. Изменение веса у Sigara lugubris (I) и пресноводных Sigaridae (II) при переносе в различные солености (по Claus)

Рис. 7. Изменение объема турбеллярии Gunda ulvae, перенесенной в речную (II) и в водопроводную (I) воду (по Weil и Pantin)

быть удалена при помощи нефридиев. С другой стороны, и Шлипер и Бидль приходят к выводу, что та жидкость, которая выводится через нефридии, в порядке нормальной их деятельности, гипото-

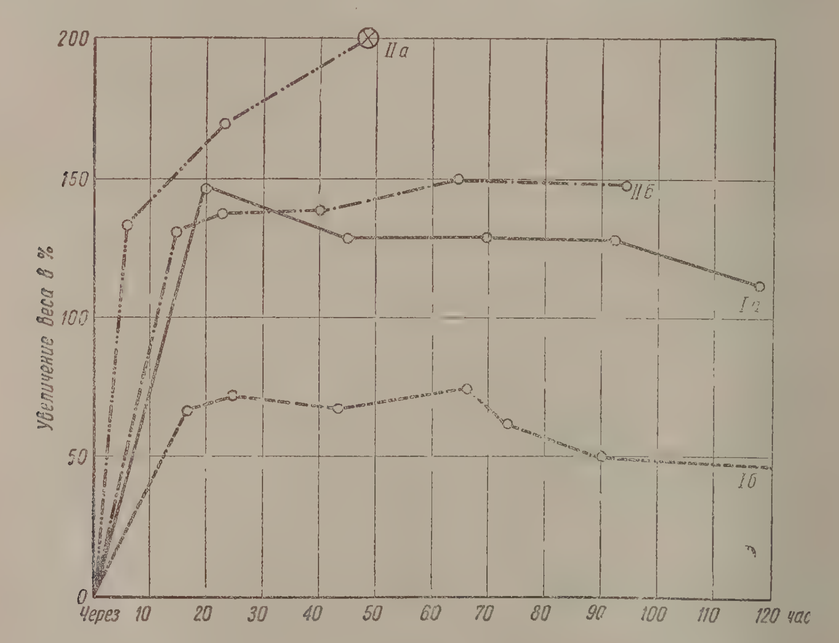


Рис. 8. Изменение веса у Nereis diversicolor (I) и N. cultrifera (II) при переносе из нормальной морской воды в воду солености 5,8‰ (а) и 9‰ (б) (по Beadle)

нична по отношению к полостной жидкости, так как иначе трудно было бы объяснить сохранение у N. diversicolor после бурного набухания и последующего восстановления нормального веса гипертоничности полостной жидкости. Это положение, однако, не может

быть принято без некоторых оговорок. Во всяком случае те полихеты, которые обладают в некоторой степени осморегуляторными способностями, как раз обладают и хорошей способностью легко удалять из тела лишнюю абсорбированную воду. Кроме того, нельзя считать доказанной возможность прямого выдавливания через нефридии излишней полостной жидкости. Кривая восстановления нормального веса у N. diversicolor идет совершенно плавно в течение нескольких суток, что было бы безусловно невозможно, если бы имело место прямое выбрызгивание через нефридии лишней полостной жидкости, так сказать, конвульсивным сокращением стенки тела. Затем вряд ли правильно было бы считать так называемые «открытые» нефридии полихет и особенно длинные и тонкие канальцы нефридия нереид, через которые даже не происходит выведения половых продуктов, «открытыми» настолько, чтобы через них могла «выбрызгиваться» полостная жидкость. Вероятнее предположить, что в нефридии имеются различно функционирующие части—одни из них выполняют чисто экскреционные функции и дают гипотонический продукт, другие могут выводить в просвет нефридия, а затем и наружу полостную жидкость без значительной ее переработки, и продукт их может быть изотоничным по отношению к полостной жидкости. Как указал Beadle (1931), у турбеллярии Gunda ulvae абсорбированная вода в конечном счете через стенку кишечника (где она собирается в многочисленных вакуолях) попадает в кишечник.

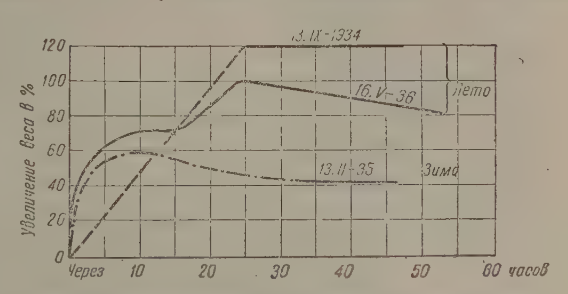


Рис. 9. Изменение веса у Nereis diversicolor при переносе ее из морской воды нормальной солености в воду, разведенную в 4 раза (около 9‰) (по Beadle)

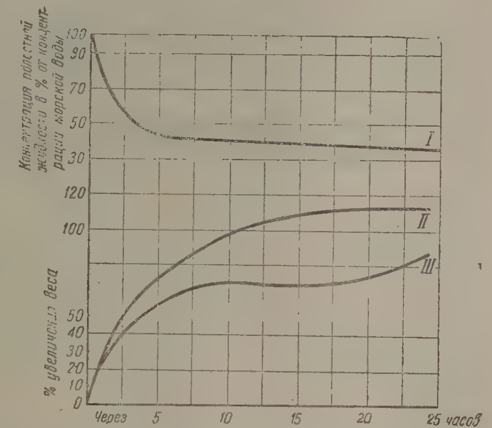


Рис. 10. Изменение концентрации полостной жидкости (I) и изменение веса у Nereis diversicolor при переносе ее из морской воды нормальной солености в воду, разведенную вчетверо (около 9‰): III эмпирическая кривая, II — вычисленная по изменению концентрации полостной жидкости (по Beadle)

Необходимо также отметить, что сама степень набухания тела червя в опресненной воде еще не указывает на степень летальности в новой среде, хотя часто более стеногалинные виды абсорбируют больше воды, чем виды эвригалинные. Однако наряду с этим такая типичная эвригалинная форма, как Gunda ulvae, могущая до 5 дней сохранять жизнь в пресной воде, при переносе в нее, через 40 минут увеличивает вес вдвое и не погибает. Тут, видимо, все дело в приспособленности червя к удалению из тела излишней воды и к сохранению при этом некоторой гипертоничности полостной жидкости по отношению к внешней среде.

Beadle (1937) для N. diversicolor с достаточной убедительностью показал, что при переносе в пониженные солености понижается и солевая концентрация полостной жидкости, но меньше, чем внешняя среда. Таким образом, червь от изотонии в морской воде нормальной солености переходит к гипертонии, хотя и небольшой, и в

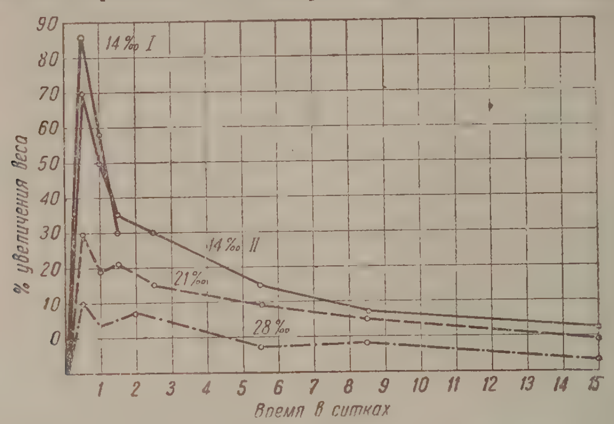


Рис. 11. Изменение веса у Nereis virens при переносе ее из нормальной морской воды в воду солености 14, 21 и 28‰ (по Sayles)

дальнейшем ее сохраняет. Весьма тщательный анализ изменений веса полихеты Nereis virens, при переносе ее в воду пониженной концентрации, обратно в более соленую воду и при других разнообразных комбинациях изменений солености был дан Sayles. Мы приводим один из графиков автора (рис. 11), показывающий, что N. virens представляет собой весьма эвригалинного червя, довольно легко возвращающего свой первоначальный вес даже при переносе из нормальной морской воды в воду, имеющую соленость 14‰.

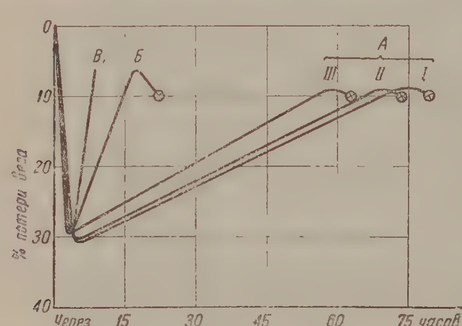


Рис. 12. Изменение веса у некоторых черноморских форм в эквилибрированных солевых растворах: A—70‰, Б—90‰ B—100‰; I — Balanus improvisus, II — Nereis diversicolor, III — Fabricia sabella, Б и B — Fabricia sabella. Кружок с крестиком — гибель животного (по Тарусову)

Таким образом, применительно к червям особенно хорошо можно видеть, что проникновение морских животных в солоноватоводные зоны зависит от трех основных условий:

1) осмотическая проницаемость покровов тела,

2) осмотическая регуляция,

3) способность к восстановлению первоначального веса при быстрой и сильной абсорбции воды.

Если мы имеем в литературе довольно много наблюдений над изменением веса морских животных при переносе их в воду пониженной концентрации, то данных по весовой реакции животного на перенос в среду повышенной концентрации очень мало. Такие данные применительно к ряду черноморских форм приводит в своих работах Тарусов (1927 и 1930).

При сильных концентрациях морской воды полихеты теряют до 60% своего первоначального веса (рис. 12), при этом Тарусов при-

ходит к заключению, что потеря веса у более стеногалинных форм значительно меньше, чем у менее стеногалинных.

		% потери веса при соленостях		
		40⁰/₀₀	70⁰/₀₀	100⁰/₀₀
Более эвригалинные	Balanus improvisus	20	34	53
	Nereis diversicolor	15	31	60
	Fabricia sabella	18	27	58
Менее эвригалинные	Polynoe reticulata	14	19	30
	Melinna adriatica	11	18	27

Кроме того, Тарусов наблюдал у своих объектов при перенесении в концентрированную воду наступание солевого анабиоза тем более длительного, чем более эвригалинны формы. Таким образом, Balanus improvisus, N. diversicolor и Fabricia sabella давали довольно длительный период анабиоза (свыше 100 часов), а более стеногалинные Polynoe reticulata, Melinna adriatica, Nephthys hombergii (?)[1] и Sphaeroma serrata лишь короткий период анабиоза, не превышающий 15 часов. Чем сильнее концентрация солей, тем быстрее наступает окоченение. Движение прекращается, и животное не реагирует на раздражение. Через несколько часов или дней анабиоз прекращается, и животное возвращается к жизнедеятельности. У некоторых форм это состояние солевого анабиоза длится всего несколько минут.

	Длительность анабиоза в часах при переносе в воду солевой концентрации		
	60⁰/₀₀	80⁰/₀₀	100⁰/₀₀
Fabricia sabella	70—75	28—34	2—7
Nereis diversicolor	80—90	34—37	2—7
Balanus improvisus	85—97	34—40	7—8

Из этих наблюдений Тарусов делает выводы, что различия между стено-и эвригалинными формами очень резки—первые лишены осмотического анабиоза в эквилибрированных гипертонических растворах. Продолжительность осмотического набирания воды по Тарусову 20—100 минут. Эти выводы значительно расходятся с результатами наших наблюдений, о чем мы и скажем дальше.

Объектами наших собственных наблюдений над изменением веса были следующие формы, встречающиеся к окрестностях Севастополя: Nereis diversicolor, Nereis cultrifera, Nereis succinea, Terebella gracilis, Arenicola grubei, Nephthys hombergii, Stenelais boa, Syndesmya ovata, Pecten ponticus, Cardium edule, Gastrana fragilis, Leander adspersus, Pachygrapsus marmoratus, Carcinus maenas, Gebia littoralis.

Когда мы употребляем применительно к различным представителям черноморской и азовской фаун термины стеногалинный и эвригалинный, то они имеют только относительный смысл. Совершенно

[1] Nephthys hombergii, обильно заселяющая Азовское море, никак не может быть отнесена к более стеногалинным полихетам, если только севастопольская форма идентична азовскоморской.

понятно, что из Средиземного моря в Черное могла проникнуть только наиболее эвригалинная часть средиземноморской фауны. Таким образом, значительное количество форм, которые для Черного или Азовского моря являются стеногалинными, могут оказаться типично эвригалинными для Средиземного моря. Кроме того, не следует искать очень резкой грани между эври-и стеногалинными формами (гомойсмотичными и пойкилосмотичными), как это делали несколько лет назад (Шлипер, Тарусов и др.). По мере накопления данных по этому вопросу все более и более становится общепринятым мнение (Beadle, Dakin и Edmonds и др.), что деление форм на пойкилосмотичных и гомойосмотичных (соответственно на стено-и эвригалинных) в настоящее время не удовлетворяет и целесообразнее говорить о фаунах — морской в основном пойкилосмотичной, солоноватоводной в основном полностью или факультативно гомойосмотичной и пресноводной гомойосмотичной. Рассматривая же отдельные формы мы можем, вероятно, подобрать почти все переходы от резкой гомойосмотичности к полной пойкилосмотичности.

Поэтому применительно к черноморским животным удобнее говорить о более или менее эвригалинных формах, а также о большей или меньшей степени гомойосмотичности, поскольку в основном черноморская фауна обладает гипертонией полостной жидкости по отношению к внешней среде.

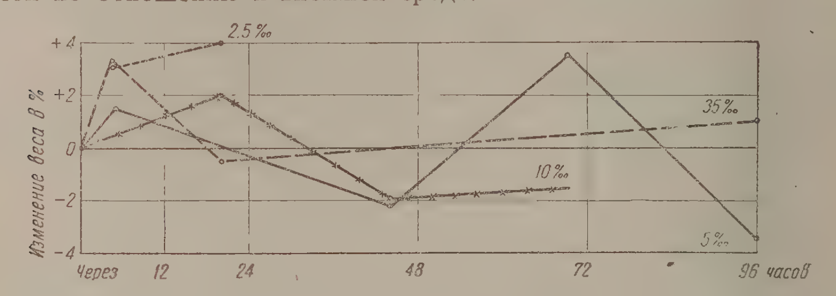


Рис. 13. Изменение веса у черноморского Pachygrapsus marmoratus в воде различной солености

Мы изложим наши данные по трем группам животных, с которыми мы имели дело—Crustacea, Lamellibranchiata и Polychaeta.

По изменению веса ракообразных в воде различных соленостей мы располагаем очень небольшим материалом. Защищенные очень хорошо от проникновения воды внутрь тела своим хитинизированным панцырем ракообразные очень мало изменяют свой вес при изменении солености внешней среды. Carcinus maenas дает незначительные колебания в обе стороны от нуля, не превышающие 1—2%. Поскольку в этих колебаниях нельзя усмотреть никакой правильности, их лучше приписать неизбежным ошибкам при взвешивании живых объектов и колебаниям, не зависящим от изменения внешней солености.

Почти такая же картина получается и для Pachygrapsus marmoratus (рис. 13). Все его колебания веса, при изменении внешней солености от 2,5 до 35‰, укладываются в 5% и также не дают никакой правильности.

Несколько больше изменение веса у обладающей хорошими осморегуляторными способностями Gebia littoralis (рис. 14), однако и они не выходят при переносе в соленость 5‰ за пределы 14% и дают резкие индивидуальные колебания (от 2 до 14%). Характерно, что один из экземпляров Gebia в момент, близкий к гибели, дал довольно резкий подъем кривой веса (абсорбировал значительное количество

воды). Это то же явление, которое констатировал для ряда эвригалинных черноморских форм Тарусов и очень часто наблюдали и мы. У форм, обладающих способностью поддерживать разницу со-

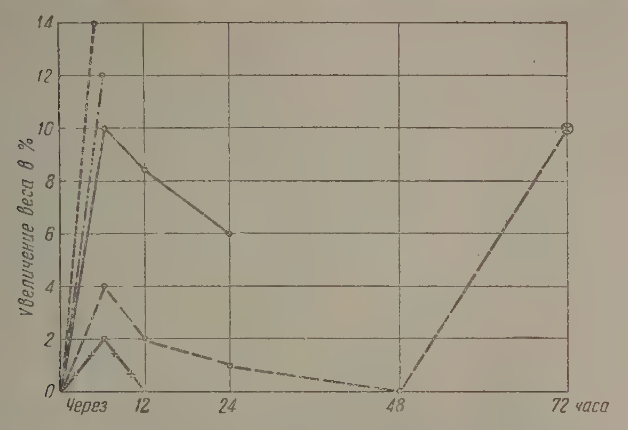


Рис. 14. Изменение веса черноморской Gebia littoralis в воде 5⁰/₀₀. Пять кривых соответствуют пяти разным экземплярам

левых концентраций, наружной и внутренней, в момент смерти происходит скачок в сторону выравнивания солености с внешней средой. Это явление наблюдается как в разбавленной, так и в концентрированной воде.

Гораздо более резкие колебания веса наблюдаются у креветки Leander adspersus (рис. 15), причем в общем соблюдается общая схема—повышение веса в пониженной солености и понижение в повышенной, хотя колебания и незначительны и при размахе солености в 53⁰/₀₀ укладываются всего в 15%. Только в момент смерти у леандера обычно наступает резкий скачок веса, в отдельных случаях до 30%. В общем у Leander не наблюдается того замечательно правильного хода кривых изменения веса, как у червей. В каспийской воде амплитуда весовых колебаний несколько меньше, но сохраняется в общем тот же ее ход.

Рис. 15. Изменение веса черноморского Leander adspersus в воде разной солености. Двойной чертой обозначают уменьшение веса при линьках. Числа обозначают соленость (Н—нормальная вода). Длительность опыта 10 суток

Моллюски—мало удобный объект для наблюдения за изменением веса, так как могут при неблагоприятных условиях плотно закрывать створки и приостанавливать доступ воды в мантийную полость. Из четырех форм двустворчатых моллюсков, которых мы брали для опыта, наиболее эвригалинен и эвритопен несомненно Cardium edule. Он почти не меняет веса при переносе в воду иной солености, и те колебания, которые при этом получаются, можно приписать индивидуальным колебаниям, не связанным с изменением солености. Вся амплитуда колебаний не превышает 2—3%. В каспийской и араль-

ской воде моллюск живет без вреда для себя в течение 10—12 дней.

Другой наш объект Syndesmya ovata представляла для нас особый интерес, так как она намечена для переселения в Каспийское море. Это очень выносливый моллюск, обильно населяющий Азовское море, выносящий весьма значительные понижения содержания кислорода, идущий в Черном и Азовском морях в больших количествах в пищу промысловым рыбам, преимущественно осетровым. Он хорошо чувствует себя в каспийской и аральской воде, и изменение веса в воде разной солености из всех трех морей дает принципиально тождественную картину. На рис. 16 представлены изменения веса в черноморской воде разной солености. В пресной воде и соленостях 2,5 и 5‰ моллюски гибнут через 2—3 суток, давая резкий подъем кривой веса, иногда до 30%, в соленостях же 7,5—35‰ живут неделями.

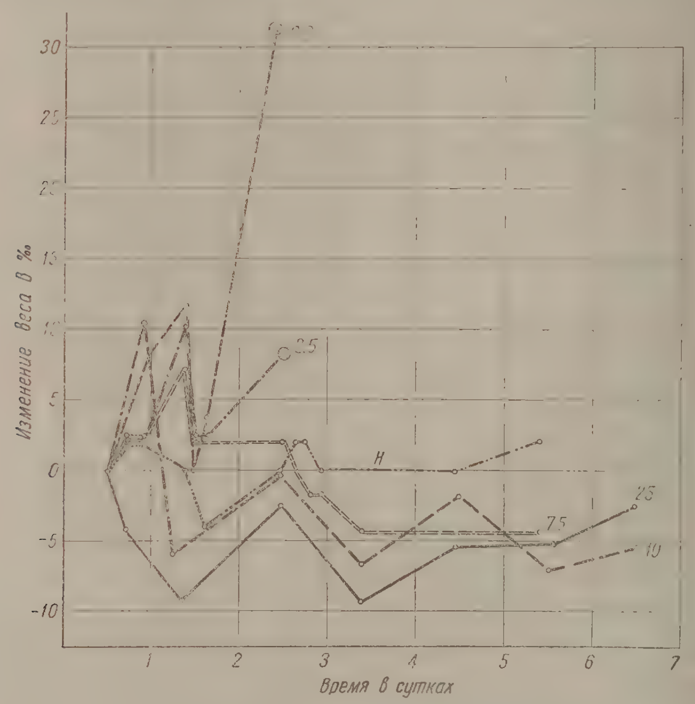


Рис. 16. Изменение веса у черноморских Syndesmya ovata, при переносе в воду разной солености. Числа обозначают соленость воды (Н—нормальная вода), кружки с крестиками гибель животного. Длительность опыта 6 суток

Колебания веса Cardium edule при солености от пресной воды до 35‰ достигают 20%, не давая при этом большой правильности и последовательности в ходе кривых для разных соленостей.

Довольно своеобразный ход кривых веса в различных соленостях дает Pecten ponticus (рис. 17)—малое увеличение веса при низких соленостях (до 9%) и гораздо более значительное уменьшение веса в концентрированной воде (до 20%). Весьма сходную картину как по длительности переживания, так и по ходу кривых веса дает P. ponticus и в каспийской воде. Очень малы изменения веса у Gastrana fragilis. Таким образом, некоторые моллюски не меняют веса при изменении солености внешней среды, другие дают изменение с колебаниями в пределах 30—32% (рис. 18), если считать и вес раковины.

Если же не считать веса раковины, то этот процент увеличится по крайней мере вдвое.

Покровы тела полихет легко проницаемы для воды и поэтому они являются особенно удобным объектом для изучения явлений, связанных с изменением солености внешней среды. Основными объектами наших наблюдений были Nereis diversicolor, N. cultrifera и Arenicola grubei. Остальные формы, с которыми мы имели дело, Nereis succinea, Terebella gracilis, Stenelais boa и Nephthys hombergi, нам не удалось получать в достаточном для детальной серии количестве. Прежде всего нужно было установить, когда наступает наибольший объем тела, так как в литературе по этому поводу имеются разногласия. В 1931 г. Beadle указывал, что Nereis diversicolor достигает наибольшего веса при переносе в пониженную концентрацию через 24 часа, а в работе 1937 г., что N. diversicolor летом наибольший вес имеет через 5—7 часов, а зимой через 24—30 часов.

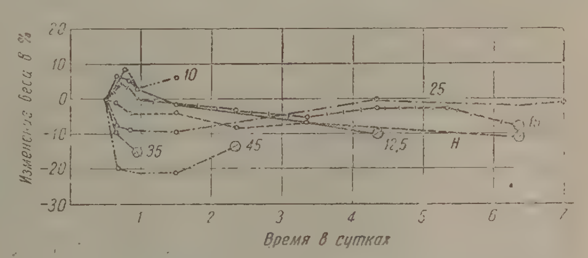


Рис. 17. Изменение веса черноморского Pecten ponticus при переносе в воду разной солености. Длительность опыта 8 суток. Обозначения те же, что на рис. 16

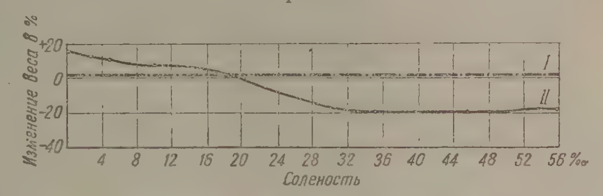


Рис. 18. Изменение веса разных двустворчатых моллюсков в разных соленостях воды: I — Cardium edule, Ostrea pontica, Gastrana fragilis; II — Pecten ponticus, Syndesmya ovata

Чтобы уточнить этот вопрос, мы поставили для Nereis diversicolor и cultrifera серии по 10 экземпляров в S—5‰ с взвешиванием через каждый час (рис. 19 и 20). На графиках изображен ход кривой веса в средних величинах, а также показаны максимальное и минимальное изменение веса. Для N. diversicolor мы имеем четко выраженный максимум через 5 часов, после чего кривая сильно идет книзу. Совсем другое у N. cultrifera: здесь кривая достигает максимума через 10—15 часов, и после этого обычно удерживается длительно на высоком уровне, иногда трое—четверо суток, давая часто еще вторичные более высокие подъемы (рис. 21). Впрочем, часто в изменении веса отдельных экземпляров наблюдаются значительные отступления от этого общего правила, в общем же виде это явление легко объясняется способностью N. diversicolor легко выводить абсорбированную воду и быстро восстанавливать первоначальный вес. N. cultrifera и другие полихеты, с которыми мы экспериментировали, этой способностью в такой степени не обладают.

Кроме того, у N. diversicolor увеличение веса гораздо меньше, чем у N. cultrifera, в солености 5‰ оно редко превышает 60%, а в среднем 45%, тогда как у N. cultrifera примерно вдвое больше (120% и в среднем 95%). Как общее правило, можно принять, что более эвригалинные формы полихет в разбавленной воде набирают меньше воды, чем стеногалинные, но, кроме того, степень набухания может обусловливаться емкостью полости тела. Так, Arenicola grubei набухает быстро и очень сильно (до 145% при переносе в воду 5‰).

Если прав Шлипер в своем мнении, что проблема проникновения в солоноватые воды — в значительной степени проблема прони-

цаемости покровов тела, то необходимо признать, что это применимо в основном к ракообразным, часто защищенным почти непроницаемыми покровами. Для червей на первое место выходит не проблема проницаемости, а способность выведения наружу абсорбированной воды.

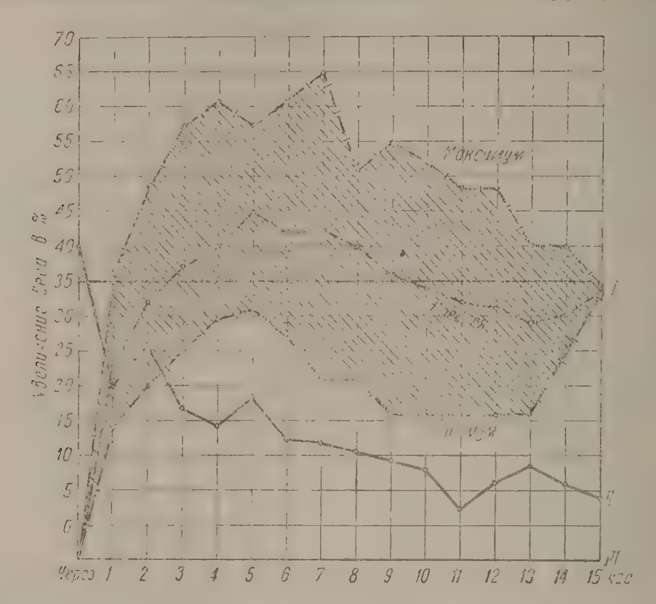


Рис. 19. Изменение веса черноморской Nereis diversicolor в течение 15 часов после переноса в воду 5‰: I—Δ° воды исходной солености; II — изменение Δ° полостной жидкости за время опыта; III — то же для воды новой среды

И Gunda ulvae, и Nereis diversicolor, особенно первая, набирают очень большое количество воды, но быстро от нее освобождаются без всякого вреда для себя. Таким образом, фильтрация в просвет нефридия лишней воды из полости тела может иметь место не в чисто экскреционных, а в других отделах нефридия и отпадает надобность в допущении прямого выбрызгивания полостной жидкости через нефридии.

Как мы уже указывали, степень набухания полихет при переносе в разведенную воду различна и слабее выражена у более эвригалинных форм.

	Наибольшее увеличение веса разных черноморских полихет при переносе в разведенную воду	
	5‰	10‰
Nereis diversicolor	100	30
N. cultrifera	140	45
Arenicola grubei	138	65
Terebella gracilis	115	—
Stenelais boa	—	90
Nephthys hombergi	70	40

Для форм, менее эвригалинных, как, например, N. cultrifera или Terebella gracilis, разведение воды до $5^0/_{00}$ смертельно. Смерть наступает в течение первых суток, причем это происходит обычно на подъеме кривой, или животное начинает удалять абсорбированную воду, и смерть наступает, когда кривая идет вниз (рис. 21).

На рис. 22 показано изменение веса у N. diversicolor, при переносе ее в различные солености каспийской воды. Гибель червя имела место только в пресной воде и в солености $30^0/_{00}$, остальные по-

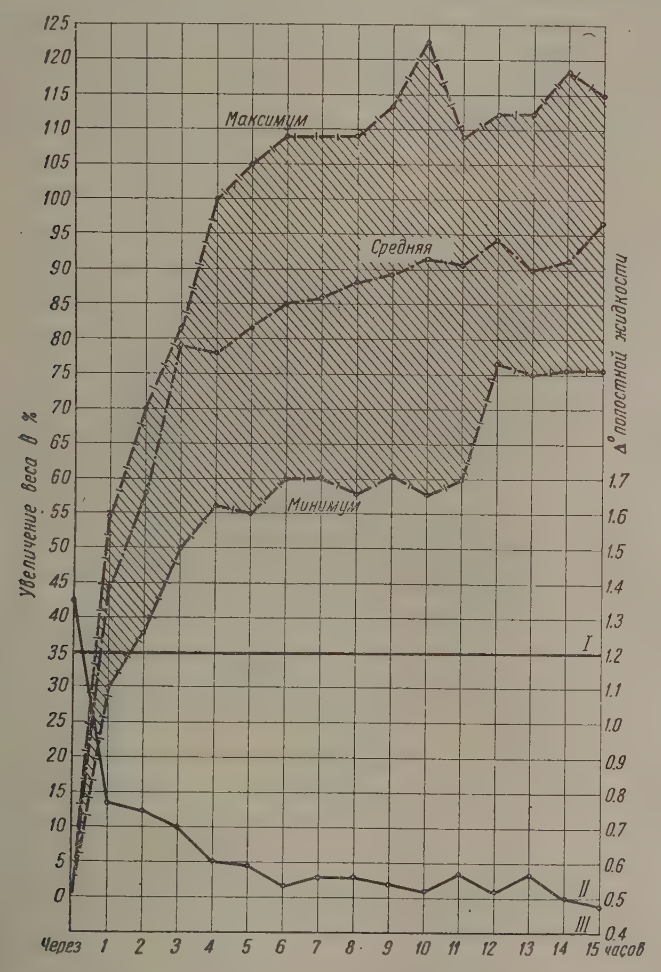


Рис. 20. То же что, на рис. 19 для Nereis cultrifera

лихеты благополучно существовали во все время опыта (11 суток). Можно отметить некоторые характерные детали в ходе кривых, свойственные, впрочем, и другим червям. Кривые имеют волнообразный ход—темп отгонки воды и темп набухания как бы попеременно обгоняют друг друга. Особенно хорошо это видно на кривой, соответствующей солености 25 и $10^0/_{00}$. В солености $10^0/_{00}$ после периода набухания идет сильная отдача воды; в соленности $25^0/_{00}$ после короткого периода уменьшения веса—сильное набирание воды. Обе кривые имеют как бы обратный друг другу ход.

К сожалению, в Севастополе мы не могли получить в нужном количестве для опытов Nereis succinea и Nephthys hombergi. Можно

думать, что N. succinea несколько уступает N. diversicolor по степени эвригалинности, что соответствует также характеру распределения этих двух червей в Азовском море: N. diversicolor заходит дальше вглубь Таганрогского залива.

Обильно заселяющая Азовское море Nephthys hombergi должна бы представлять собой весьма эвригалинную форму, и это соответствует нашим небольшим данным по изменению ее веса в разведенной воде. Однако Тарусов, проводивший свои работы на Черном море, отнес N. hombergi вместе с Polynoe reticulata и Melinna adriatica к наиболее стеногалинным формам. Итак, два вида Nereis (diversicolor и succinea), Nephthys hombergi (предположительно) и Fabricia

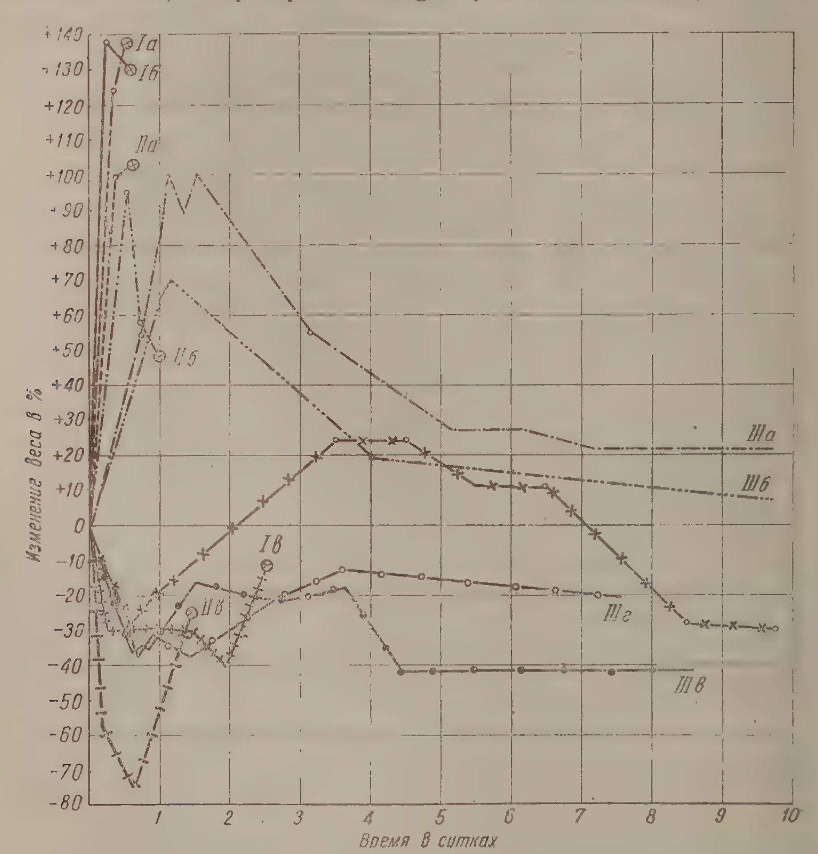


Рис. 21. Изменение веса у разных черноморских полихет при переносе в воду солености $5^0/_{00}$ (выше линии 0) и $35^0/_{00}$ (ниже линии 0). Кружок с крестиком — гибель животного: I—N. cultrifera, II—Ter. gracilis, III—N. diversicolor

sabella представляют собой наиболее эвригалинную группу полихет. легко выносящих перенос в воду сильно пониженной солевой концентрации. N. cultrifera по реакции на изменение солености значительно отличается от N. diversicolor (рис. 23). Кроме экземпляров, посаженных в солености 12,5 и $25^0/_{00}$, все остальные черви погибли в течение первых 5 суток. Набухание в пониженной солености значительно больше, чем у N. diversicolor. Уменьшение же веса при повышении концентрации воды примерно такое же, как и у N. diversicolor. Очень сходную с N. cultrifera по результатам картину дает Arenicola grubei (рис. 24). Выжили в течение 12 суток опыта только посаженные в солености 12,5 и $25^0/_{00}$. Остальные погибли в течение

4 суток, кроме экземпляра, посаженного в соленость $10^0/_{00}$, погибшего через 7 суток. Хорошо заметен волнообразный ход кривых и длительный подъем в весе экземпляра из $25^0/_{00}$, после короткого периода уменьшения веса.

Интересно отметить, что большинство черноморских форм болезненно переносит внезапное перенесение в воду солености $35^0/_{00}$ и гибнет в ней довольно быстро. Еще Beudant отметил, что если приученных в морской воде пресноводных моллюсков сразу пересаживать в пресную воду, они в большинстве гибнут. Было бы интересно выяснить, насколько эти особенности черноморской фауны закреплены наследственно. Есть все основания предполагать, что для многих форм это так и есть и можно говорить для черноморской фауны, сравнивая ее с исходной средиземноморской, о физиологических расах в смысле Runnstrom (1936).

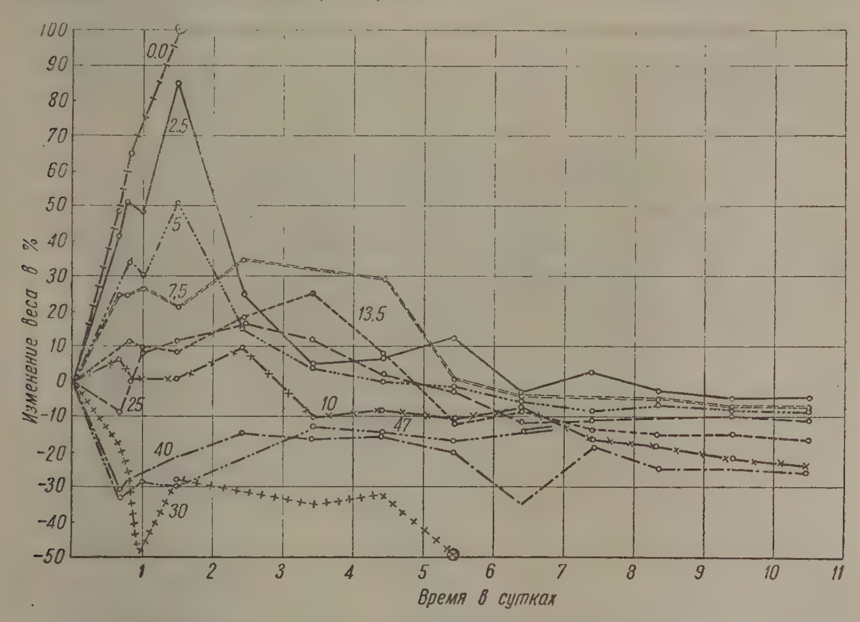


Рис. 22. Изменение веса черноморской Nereis diversicolor в каспийской воде разной солености. Об значения те же, что и на рис. 21. Длительность опыта 11 суток

Еще более стеногалинны Terebella gracilis и Stenelais boa. Первая из них (рис.25) в очень малой степени обладает способностью регулирования водного объема и обнаруживает полное расстройство этой способности. Особенно характерны в этом отношении кривые, соответствующие солености 13.5 и $20^0/_{00}$.

Если мы сопоставим изменение веса у некоторых из наших червей с изменением солености (рис. 26), то первое, что можно отметить, это то, что к полихетам неприменимо то любопытное явление, которое обнаружил Claus у солоноватоводного клопа Sigara lugubris. Этот клоп при колебаниях солености в пределах обычного его биотопа ($5-18^0/_{00}$) не изменял веса и сильно изменял его за пределами биотопа. Получалась характерная кривая, приведенная нами на рис. 6. Соответственно построенные графики для изменения веса у полихет дают плавный ход кривой без горизонтального участка в пределах более обычных для животного колебаний солености. Этого вполне можно было бы ожидать, и, вероятно, отсутствие этого явления объясняется тем, что севастопольские полихеты почти не испыты-

вают колебаний в солености внешней среды и у них не выработалось данное приспособление. Два вида Nereis в правой части гра-

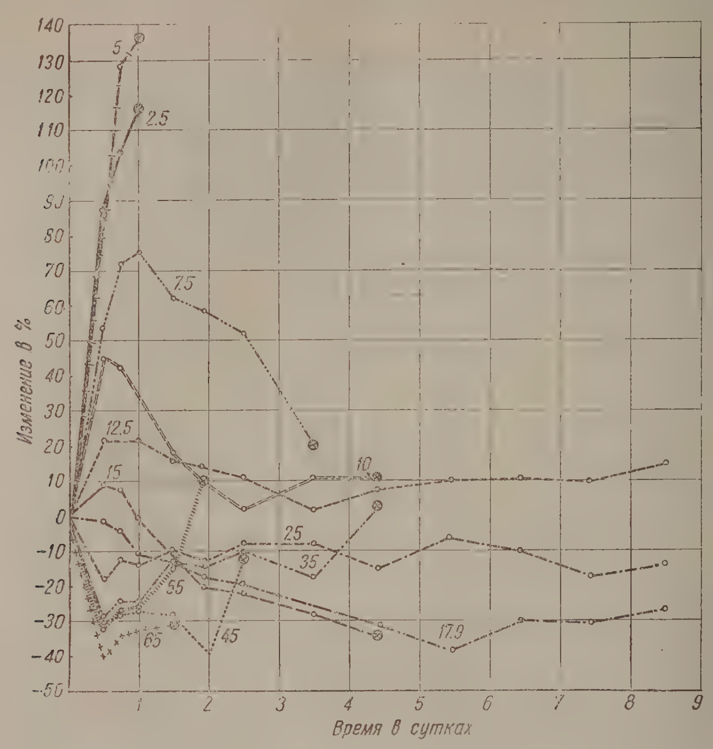


Рис. 23. Изменение веса черноморской Nereis cultrifera при переносе в воду различной солености. Обозначения те же, что и на рис. 21. Длительность опыта 9 суток

фика дают совпадающий ход кривой, т. е. в повышенных концентрациях воды потеря веса у них одна и та же, в левой же части гра-

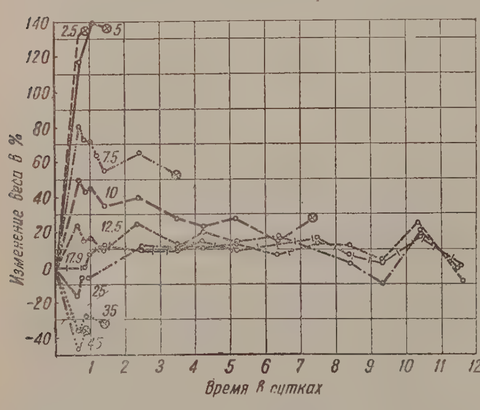


Рис. 24. Изменение веса черноморской Arenicola grubei при переносе в воду разной солености. Обозначения те же, что и на предыдущих рисунках

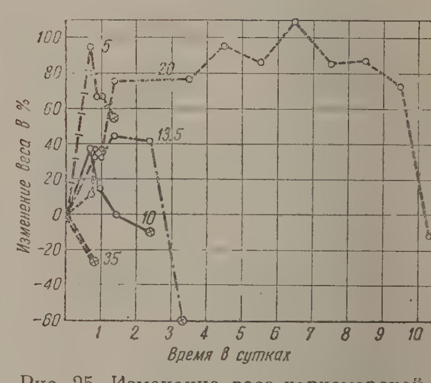


Рис. 25. Изменение веса черноморской Terebella gracilis в каспийской воде разной солености. Обозначения те же

фика обе нереиды дают характерное расхождение кривых—N. diversicolor меньше увеличивает вес, чем Nereis cultrifera.

Arenicola grubei в левой части кривой дает полное совпадение с N. cultrifera, в правой же части существенно отличается — она дает более высокий процент потери веса при повышении концентрации внешней среды.

В общем наш материал не подтверждает заключения Тарусова, что стеногалинные формы меньше теряют в весе, чем эвригалинные в сильно повышенной концентрации морской воды. Скорее наоборот.

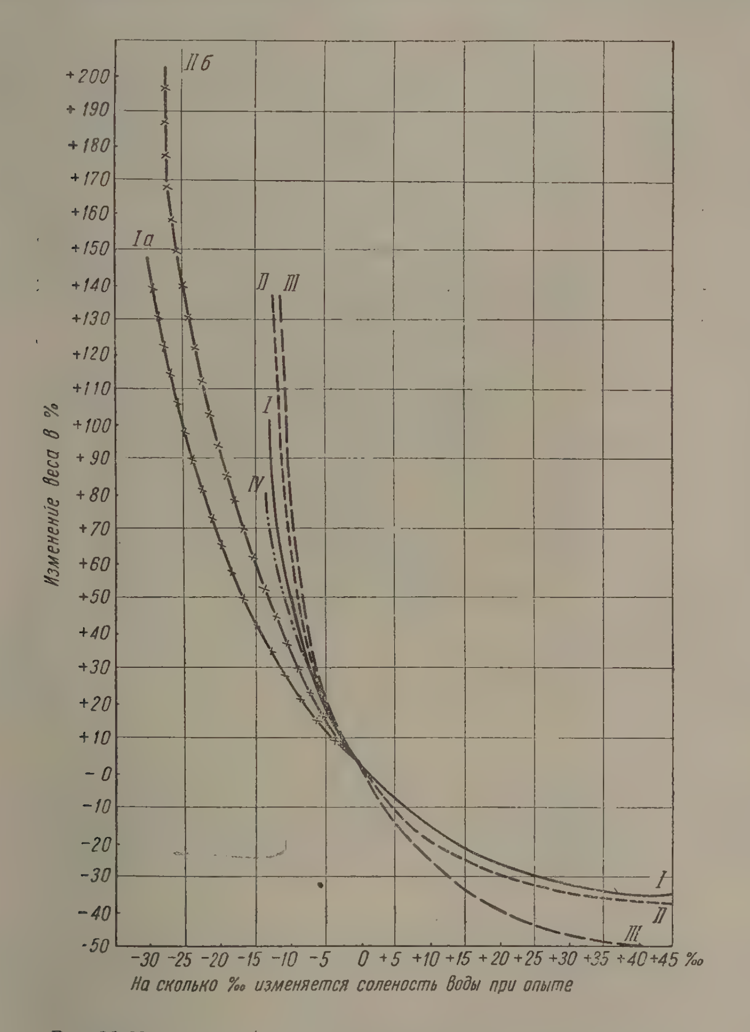


Рис. 26. Изменение веса различных черноморских полихет при изменении солености: I — N. diversicolor, II — N. cultrifera, III — Arenicola grubei, IV — Nephthys hombergi, а и б — N. diversicolor и N. cultrifera по Beadle

Если мало разнится степень отдачи воды у N. diversicolor и N. cultrifera, зато очень высокая отдача воды у более стеногалинных Arenicola grubei и особенно Terebella gracilis (до 70% при солености 35‰).

Небольшие данные по Nephthys hombergi дают, однако, основание сближать этого червя с N. diversicolor. Кроме того, на данный график нанесены также кривые по обеим нереидам (diversicolor и cultrifera) по данным Beadle (1937).

При содержании полихет в каспийской и аральской воде мы могли констатировать, что для черноморской и каспийской воды получаются весьма сходные результаты как по выживаемости, так и по изменению веса. N. diversicolor и N. succinea в каспийской и аральской воде жили в течение всего нашего пребывания в Севастополе. Так, Nereis diversicolor прожили в аральской воде с соленостью 5 и 10 ‰ в течение 45 дней. Опыт был прекращен перед отъездом из Севастополя. В результате нереиды, содержавшиеся в 5‰ аральской воде, потеряли в весе 45%, так как содержались без корма и, однако, были живы и имели совершенно здоровый вид. N. cultrifera свободно выдерживала в каспийской и аральской воде в течение 12 дней опыта. Однако в повышенных концентрациях каспийской и особенно аральской воды быстрее наступала ее гибель (рис. 27). У N. cultrifera в каспийской воде наблюдалась гибель уже при концентрации 24‰, а в черноморской —только при 38‰. Для наиболее эвригалинной N. diversicolor обнаружить специфическое действие каспийской воды даже при высоких концентрациях мы не могли.

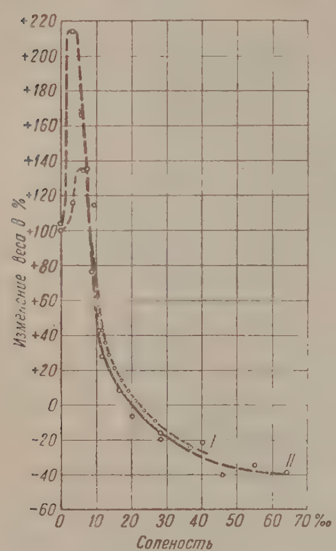


Рис. 27. Изменение веса черноморской Nereis cultrifera при различных соленостях в каспийской (I) и черноморской (II) воде. Штрих — гибель животных

Таким образом, исследованные нами и другими авторами виды рода Nereis могут быть расположены по своим свойствам эвригалинности в следующий ряд: Nereis diversicolor, N. succinea, N. virens, N. cultrifera, N. pelagica.

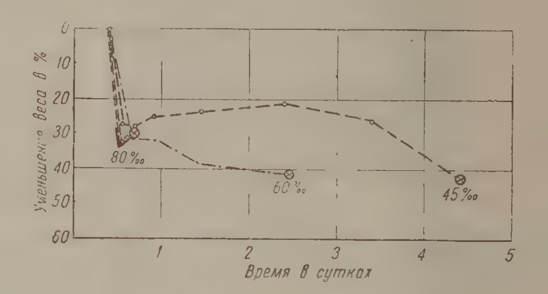


Рис. 28. Изменение веса черноморской N. diversicolor при солености 45, 60 и 80‰. Двойная линия — солевое окочение

Те же полихеты, с которыми нам пришлось иметь дело, по убыванию эвригалинности идут в таком порядке: N. deversicolor, N. succinea, Nephthys hombergi (?), Arenicola marina, Terebella gracilis, Stenelais boa.

Таким образом, уже анализ данных по переживанию в каспийской воде и по изменению веса при различных соленостях в черноморской и каспийской воде дает возможность среди встречающихся в Черном и Азовском морях массовых форм полихет наметить те формы, которые с большим вероятием могут быть акклиматизированы в Каспийском море. В первую очередь это N. diversicolor и N. succinea. Для второй, видимо, решает вопрос полученное Г. Беляевым в каспийской воде размножение вплоть до взрослых стадий личинок. N. diversicolor несомненно форма, еще более эвригалинная и еще дальше заходящая в опресненные воды. Что касается Nephthys hombergi, то для нее у нас нет пока экспериментальных данных, но

мы допускаем возможность и для нее существования в Каспийском море.

Все указанные три формы полихет представляют собой важные кормовые объекты для бентосоядных рыб. Акклиматизация именно полихет в Каспийском море, казалось бы, должна была дать успешный результат еще и потому, что в нем эта группа фактически отсутствует. Мелкие представили Ampharetidae, обитающие в Каспийском море, имеют очень малое кормовое значение, хотя и используются рыбами в некоторых районах довольно энергично. Oligochaeta нигде в Каспийском море не дают значительных показателей биомассы, и их кормовое значение также незначительно. Более существенное значение в питании каспийских рыб, но только в некоторых районах имеют личинки Chironomidae, которых можно по их биологии поставить рядом с червями. Внесение полихет, способных давать плотные поселения на различных грунтах (особенно эвриэдафичная из них N. diversicolor), должно в случае успеха заполнить очень существенную пищевую нишу в бентосе Каспийского моря.

Как мы уже указывали, по наблюдениям Тарусова, у некоторых червей в виде сильно повышенной концентрации наступает солевое окоченение. Мы также наблюдали у полихет это явление, но, к

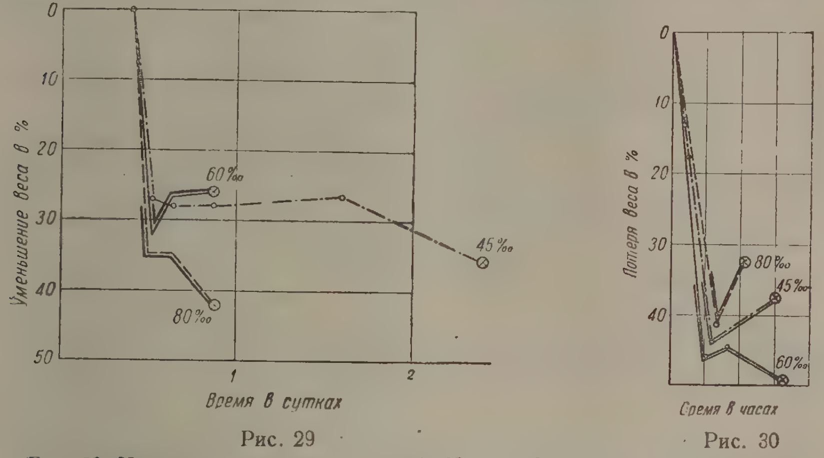


Рис. 29 Рис. 30

Рис. 29. Изменение веса черноморской N. cultrifera при солености 45, 60 и 80‰. Двойная линия — солевое окоченение

Рис. 30. Изменение веса черноморской Arenicola grubei при солености 45, 60 и 80‰. Двойная линия — солевое окоченение

сожалению, наши данные не совпадают с данными Тарусова, и это тем более странно, что само наблюдение не представляет собой никаких трудностей и по своей простоте не допускает двойного толкования. Мы взяли три формы, представляющие хороший ряд по степени эвригалинности — Nereis diversicolor, N. cultrifera и Arenicola grubei — и помещали их по нескольку экземпляров в концентрированную черноморскую воду солености 45, 60 и 80 ‰. Все приводимые ниже данные на графиках представляют собой средние величины из трех наблюдений. M. diversicolor наиболее эвригалинная форма в соленостях 45 и 60 ‰ в течение нескольких дней, до гибели, сохраняла полную подвижность и никакого окоченения не испытывала. При солености 80‰ наступало окоченение (рис. 28).

N. cultrifera (рис. 29) оставалась вполне жизнедеятельной при солености в 45‰ и впадала в анабиоз при солености 60 и 80‰. Arenicola grubei (рис. 30) впадала в окоченение при всех трех соленостях. Длительность анабиоза нами не изучалась. Из этих данных

можно сделать вывод, что более эвригалинные формы труднее поддаются солевому окоченению, чем менее эвригалинные, т. е. обратный выводу Тарусова. Очевидно, этот вопрос требует проверки. Получается несоответствие наших данных с данными Тарусова и в отношении степени отдачи воды, на что мы уже указывали. Если не считать наступающего перед смертью падения кривой, то у N. diversicolor процент потери веса при данных соленостях колеблется от 28 до 32. у N. cultrifera — от 28 до 35 и у Arenicola grubei — от 42 до 46. Иначе говоря, N. diversicolor весьма незначительно уступает N. cultrifera по потере веса в повышенных концентрациях, а Arenicola grubei повышает их значительно. Это не согласуется с выводом Тарусова, что эвригалинные формы больше теряют в весе при переносе в воду повышенной концентрации. Весьма вероятно, что степень потери веса при сильном повышении солености воды определяется вовсе не степенью эвригалинности, а общим построением тела, количеством содержащейся в теле воды и локализацией ее в теле. Следует отметить сравнительно очень небольшие различия в потере воды между соленостями 45 и 80⁰/₀₀. У N. diversicolor они составляют всего 5%, у N. cultrifera — 7%, а у Arenicola grubei — 4%. Очевидно, основная масса воды (90%), которая может быть отдана телом червя осмотически, выделяется уже при солености 45⁰/₀₀. Дальнейшее повышение концентрации внешней среды добавляет уже немного.

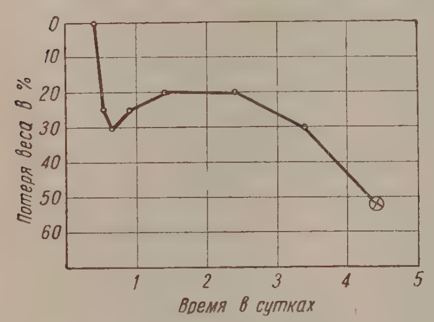


Рис. 31. Изменение веса одного из экземпляров Nereis diversicolor при солености 45⁰/₀₀

Наконец, следует отметить своеобразный ход кривых у Nereis при солености 45⁰/₀₀, т. е. в той среде, где червь может еще существовать (рис. 31). После наступающего сразу максимума отдачи воды (30%) кривая идет вверх, т. е. животное каким-то образом повышает свой вес (набирает воду), пытаясь восстановить нормальный объем. Тот экземпляр N. diversicolor, кривая которого изображена на рис. 31, успел восстановить свой первоначальный вес на 30%, но выжить не смог и при наступающей гибели происходит новая фаза значительной отдачи воды (до 52%). Эта кривая восстановления веса имеет место у N. diversicolor при соленостях 45 и 60⁰/₀₀, у N. cultrifera — только при 45⁰/₀₀, а у Arenicola grubei совсем отсутствует, т. е. это явление замещается солевым окоченением. Когда имеется первое, отсутствует второе, и наоборот.

В заключение считаю своим приятным долгом выразить глубокую благодарность администрации Севастопольской биологической станции Академии Наук в лице В. А. Водяницкого за постоянное содействие работе, Аральской рыбохозяйственной станции ВНИРО и специально Г. В. Никольскому за организацию пересылки аральской воды в Севастополь и моим товарищам по работе в Севастополе студентам МГУ Г. А. Афанасьеву (1936), М. И. Константиновой и Г. М. Беляеву (1937 и 1938), самоотверженно вынесшим на своих плечах довольно кропотливую технику работы, а также А. Я. Бирштейну, принявшему участие в работе 1938 г.

ЛИТЕРАТУРА

1. Баскина В. П., Изв. Биолог. научно-иссл. ин-та при Пермском ун-те, VI, 5, 1928.—2. Беклемишев В. Н. и Баскина В. П., Ibidem, VIII, 9—10, 1930.—

3. Беклемишев В. Н., Русск. гидроб. журнал I, 1922.—4. Беляев Г. М. Размножение черноморской Nereis succinea в каспийской воде (рукопись). 5. Бенинг А. Л., Природа, № 4, 1936.—6. Веселов Е. А., Труды Бородинской биологической станции, IX, I, 1936.—7. Зенкевич Л. А. и Бирштейн Я. А., Рыбное хозяйство СССР, № 3, 1934.—8. Зенкевич Л. А. и Бирштейн Я. А., Зоол. журнал, № 3, 1937.—9. Зенкевич Л. А. и Бирштейн Я. А., Рыбнсе хозяйство СССР, 1937.—10. Beadle L. C., Journ. Exper. Biolog. VIII. 1931.—11. Beadle L. C., Journ. of Exper. Biol., XI, 1934.—12. Beadle L. C., Journ. of Exper. Biol., XIV, 1937.—13. Beudant F. S., Ann. Chem. Phys. 2, 1816.—14. Claus A., Zoolog. Jahrbücher. Abt. zur Allg. Zoologie und Physiologie der Tiere, Bd. 58, № 3, 1937.—15. Dakin W. and Edmonds E., Australian Journ. of Exper. Biol. and Med. Sci., VIII, 1931.—16. Dekhuysen M. C., C. R. Acad. Sci., Paris, 1920.—17. Hukuda K., Journ. Exper. Biol., IX, 1932.—18. Hykeš, O. V. Biologicke spisy 1929.—19 Hykeš, O. V. C. R. Soc. Biol. 103, 1930—20. Sayles L. P. The Biolog. Bulletin, 69, № 2, 1935.—21. Schlieper C., Zf. Vergl. Phys. IX, 1929.—22. Schlieper C., Verh. intern. Vereinig. Limnol., 1933.—23. Schlieper C., Biolog. Rewiew, X, 3, 1935.—24. Tarussoff B., Protoplasma IX, 97, 1930.—25. Weil E. and Pantin C. F. A., Journ. exper. Biol., VIII, 73, 1931.

THE INFLUENCE OF CASPIAN AND BLACK SEA WATERS OF DIFFERENT CONCENTRATIONS UPON SOME COMMON BLACK SEA INVERTEBRATES

PART I. SURVIVORSHIP AND BODY WEIGHT CHANGES

by L. Zenkewich

Laboratory of invertebrate zoology, University of Moscow, and laboratory of benthos, Institute of fisheries and oceanography

The present paper has a twofold purpose.

Firstly, an attempt is made to study the most common representatives of the Black sea fauna from the «brackish water point of view». The reason of such an attempt is based upon a well known fact that all southern seas of USSR namely the Black, the Caspian and the Aral sea due to their low salinity equal to 10—18 pro mille represent actually brackish waters.

Secondly, our purpose is to choose a complex of Black sea animals characterized by such a high degree of euryhalinity which could survive in Caspian water. This last aim as well an acclimatisation of Caspian animals in Aral sea waters is a very promising one.

The author discusses the durability of the isolation of the Caspian and Aral fauna from the true marine fauna, the disapearance of a number of marine forms therein and the presence of such conditions which warrant the possibility of an introduction. In the first line the Caspian fauna should be enriched by polychaets which are there almost completely absent, by some crabs, some molluses and etc., to be taken not only from the Black and the Azov sea but also from other basins having large brackish water areas with corresponding faunas.

A succesfull acclimatisation is quite probable taking into consideration a luxurious development in Caspian waters of Mytilaster lineatus (Mollusca), Leander adspersus (Decapoda) and Rhizosolenia calcar avis (Diatomeae) which were unintontionally introduced from the Black sea. The same is true concerning Mugil.

In order to find the most stable euryhalinic forms the author carried out at the Sebastopol biological station a number of survivorship experiments with Caspian and Aral waters of diluted and condensed salinities upon different polychaets (Nereis diversicolor, N. succinea, N. cultifera, Arenicola grubei, Terebella gracilis, Stenelais boa, Nephthys hombergi), molluscs (Syndesmya ovata, Cardium edule, Pecten ponticus, Gastrana fragilis) and crustaceans (Carcinus moenas, Pachygrapsus marmoratus, Gebia littoralis).

In addition to this body weight changes and body fluid salinity were studied. Data on the body fluid salinity will be published in the next future.

The majority of these animals can live without any harm in Caspian water and high concentrations only have a mortal effect.

A number of particularely euryhalinic animals like N. diversicolor, L. adspersus, Syndesmya ovata were kept in Aral water all through the period of experimentation. Our collaborator Geoge Beljaev succeeded in obtaining a normal reproduction and development of N. succinea in the Caspian water. The best data on body weight change were obtained with polychaets. The euryhalinic species take in less water at low concentrations and loose less in a medium of an increased concentrations than the stenohalinic ones. The euryhalinic forms easely loose the superflous water without any harm and regain the original volume.

In regardto euryhalinity all the forms investigated may be put in a following row: N. diversicolor, N. succinea, N. hombergi, N. cultrifera, A. grubei, Terebella gracilis, Stenelais boa. There is no sharp limit between euryhalinic and stenohalinic forms, the former representing but one insignificant percentage of the fauna.

In strong concentrations the polychaets show a salt torpididity, particularly well expressed among stenohalinic forms. The crustaceans are protected either by absolutely impermeable integuments or by integuments or by integuments permeable to a low degree. Carcinus moenas and Pachygrapsus marmoratus belong to the first group while Leander adspersus, Gebia littoralis — to the second one, the amplitude of their weight variation at different salinities ranging from 2,5 to $45^{0}/_{00}$ were never higher than 15 per cent. The well protected body of crustaceans accounts for their easy penetration into brackish and fresh water areas. The bivalve molluscs are quite unsuitable for studies of the body weight under different salinities due to their ability to close tightly their shell. But even here forms were observed with a low water intake during a decrease of the surrounding salinity (Cardium edule) as well forms with a high intake like Syndesmya ovata and Pecten ponticus.

Consequently a successfull acclimatisation of N. diversicola, N. succinea, N. hombergi, Pachygrapsus marmoratus and probably of C. moenas and S. ovata in Caspian sea is quite hopefull.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 5

ПО ПОВОДУ РАБОТЫ В. А. МЕЙЕНА, Г. С. КАРЗИНКИНА И ДР. «ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДВУХЛЕТНИМ КАРПОМ ЕСТЕСТВЕННЫХ КОРМОВЫХ ЗАПАСОВ ПРУДА»

Г. Г. Винберг

В № 2 «Зоологического журнала» за 1937 г. помещена статья «Использование двухлетним карпом естественных кормовых запасов пруда», в которой изложены результаты коллективной работы пяти авторов (В. А. Мейен, Г. С. Карзинкин, В. С. Ивлев, А. Н. Липин, М. П. Шеина). Последние 2 страницы статьи авторы посвятили сопоставлению своих данных с результатами одной из наших работ (Винберг, 1936[1]), затрагивающей смежные вопросы. Авторы подвергают сомнению правильность наших выводов и метода изучения вопроса. Как показано ниже, это мнение является следствием вычислений, основанных на совершенно ошибочных предпосылках.

Поскольку при этом затрагивается не только важнейший вопрос о методах количественного изучения продуктивности водоема, но также и весьма актуальные для рыбоводства вопросы, было бы неправильным умолчать о допущенных авторами ошибках. Это тем более необходимо, что в своей статье авторы дают интересный в принципиальном отношении мотод количественного изучения использования кормовых запасов рыбой, что должно привлечь внимание многих работников, которые, доверившись авторитету авторов, могут быть сильно дезориентированы в основных вопросах учения о продуктивности.

В нашей работе приведены величины первичной и чистой продукции планктона 4 выростных прудов Опытного рыбного хозяйства прудового института в Обираловке, вычисленные на основании результатов систематических измерений скорости потребления и выделения кислорода в водной массе этих прудов, проводившихся летом 1935 г. Эти величины, выраженные в калориях, сопоставлены с потреблением энергии карпами за весь выростной период. При этом, исходя из отчетливого понимания сложности явления и возможностей, даваемых применявшимся методом, мы указывали, что «на данной стадии исследования подобные сопоставления имеют главным образом иллюстративное значение».

Несмотря на то, что в год наблюдений фитопланктон был слабо развит и не дал в изучавшихся прудах типичного цветения, чистая продукция планктона оказалась в среднем в 4,8 раза больше затраты энергии карпами. Отсюда был сделан вывод, что полученные результаты «заставляют признать большое значение фитопланктона в процессах синтеза органического вещества, определяющих в конечном счете продуктивность пруда».

Авторы указанной статьи полагают, что этот вывод противоречит их данным, и приходят к заключению, что в процессе продуцирования «мы должны основную роль видеть в деятельности макрофитов». «Если же,—резюмируют эти авторы,—не признавать домини-

[1] Труды Лимнологической станции в Косине, в. 21.

рующей роли макрофитов как продуцентов органического вещества, то, нам кажется, придется делать вывод о некоторой неудовлетворительности методики, которой пользовался Винберг для определения образования количества первичной продукции фитопланктона». Значение последнего утверждения выходит за пределы частного случая рыбоводных прудов, так как эта же методика в течение последних лет широко используется для работ на целом ряде озер.

Посмотрим, на чем основывают авторы свои заключения. «Прежде всего бросается в глаза, что мы получили величину потребления вторичного продукта стадом карпов в среднем количестве 4,8%; первичного же продукта, по данным Винберга, потребляется от 15 до 85%, т. е. получается полное несоответствие между остающейся несъеденной вторичной продукцией и приходящимся на ее долю количеством первичной продукции».

Далее, авторы, считая, что «Весьма вероятно, что из 3 единиц первичной продукции образуется единица вторичного продукта, т. е. зообентос», перечисляют наши данные. С этой целью они делят на три вычисленную нами чистую продукцию планктона и относят к полученному результату потребление энергии карпами за весь сезон, которое, как оказывается, составляет в среднем 84% от этой величины, т. е. 84% вычисленной условной продукции бентоса за сезон.

Эту цифру авторы непосредственно сравнивают с полученным ими на прудах Мосрыбвтуза средним процентом выедания бентоса карпами, который в их условиях оказался равным 6,3. Отсюда они заключают, что «Если мы допустим, что методика, применяемая Винбергом, достаточно удовлетворительна, то сопоставление этих цифр указывает на сравнительно малую роль фитопланктона в рыбной продуктивности водоемов». По их мнению, величину первичной продукции следует увеличить во много раз «для того, чтобы создать количество зообентоса, из которого процент выедания равнялся бы нашему, т. е. 6,3». Следовательно, по мнению авторов, либо в прудах должен существовать источник продукции органического вещества во много раз более мощный, чем планктон (макрофиты), либо наш метод определения первичной продукции дает совершенно неверные величины.

Действительно, на первый взгляд получается разительное расхождение. Однако разберемся внимательнее.

Во-первых, неверно, что по нашим данным карпы потребляют от 15 до 50% первичной продукции планктона. Эти цифры относятся не к первичной, а к чистой продукции планктона. Если же действительно исходить из первичной продукции, то окажется, что карпы за выростной период потребляют всего 6—15% первичной продукции планктона. Точно так же и цифра 84% получена, исходя из величины чистой продукции. Если за основу вычислений взять величину первичной продукции, получим не 84, а 38%.

Впрочем, по отношению к продукции бентоса действительно уместно брать за основу чистую, а не первичную продукцию планктона; это, однако, отнюдь не оправдывает смешения терминов, которые если и не являются в настоящее время общеупотребительными, но в наших работах имеют строго определенное содержание[1].

---

[1] Напомним, что термин **первичная продукция** в наших работах прилагается к общему количеству органических веществ, синтезированных из минеральных за определенный промежуток времени. Эта величина может быть выражена в энергетических единицах (калориях) и практически пропорциональна общему количеству кислорода, выделенного в результате фотосинтеза за тот же период. Термином **чистая продукция** обозначается разность между первичной продукцией и деструкцией, т. е. количество органических веществ, остающееся в наличии по

Во-вторых, сопоставление полученного авторами процента выедания кормовых запасов пруда карпами с процентом утилизации продукции планктона, вычисленного на основе наших данных, лишено всякого смысла. Нетрудно видеть, что первая величина выражает среднее отношение суточного потребления корма к биомассе кормовых организмов пруда, вторая же выражает отношение суммарной величины энергии, потребленной карпами за весь выростной период, к продукции бентоса за весь сезон[1].

Простым перечислением данных авторов по проценту выедания биомассы за сутки возможно получить сравнимую с нашими данными величину, дающую представление о проценте потребления продукции бентоса за весь сезон.

Допустив, что процент потребления и биомасса бентоса за выростной период оставались неизменными, и приняв выростной период равным 90 дням, нетрудно видеть, что за это время карпы используют на каждые 100 единиц бентоса $6{,}3 \times 90 = 567$ единиц, что по отношению к общей продукции бентоса, равной $567 + 100 = 667$, составит 85%.

Итак, пользуясь только данными авторов, приходим к той же величине, которую они, получив из наших данных, признали противоречащей их исследованиям.

Следовательно, признав правильными данные авторов по проценту выедания и их метод вычисления, пришлось бы сделать вывод, что наблюдавшаяся в нашем случае продуктивность планктона вполне достаточна для обеспечения необходимого развития бентоса даже в случае отсутствия макрофитов. Заметим, что в нашей работе не содержится столь крайнего вывода.

Однако полное совпадение процентов использования бентоса (84 и 85%), вычисленных разными путями, следует расценивать всего лишь как поучительный курьез, и не только потому, что мы при вычислении общей продукции бентоса преуменьшили ее, приняв во внимание только выедание рыбой и оставив в стороне другие пути убыли, но главным образом вследствие того, что процент выедания бентоса, полученный авторами, вряд ли может быть положен в основу хотя бы самых приближенных вычислений.

Прежде всего по меньшей мере странно считать возможным безоговорочно переносить процент использования кормов, получен-

---

истечении рассматриваемого периода. Практически эта величина, которая также может быть выражена в калориях, измеряется нами по разности количеств освобожденного и поглощенного кислорода за определенный период.

[1] Аналогичным образом вызывает удивление сопоставление авторами процента выедания биомассы за сутки с выраженной в процентах величиной, представляющей собой отношение утроенного содержания азота в теле карпов к концу сезона к общему количеству поступившего в пруд азота. Действительный смысл близкого совпадения этих величин, в котором авторы видят подтверждение своих данных, весьма темен, поскольку мы не знаем, как и в какой степени был утилизирован поступивший в пруд азот. Если сделать, впрочем, совершенно произвольное предположение, что весь поступивший в пруд азот входит в конце сезона в состав биомассы населяющих пруд организмов, то для получения сравнимых с коэфициентом выедания величин следует брать за основу вычислений не процент выедания, а суточное потребление азота. Числовое выражение полученной таким путем величины будет весьма мало.

Если же брать помноженное на 3 («кормовой коэфициент») содержание азота в теле карпа, как это делают авторы, то, очевидно, эту величину следует относить не к биомассе, а к выраженной в азоте продукции. Однако в этом случае нельзя непосредственно сопоставлять процент выедания биомассы за сутки с величинами, выражающими продукцию. Кроме того, для ого чтобы получить приближающуюся к истинной величину отношения потребления карпами общей продукции, надо было бы, по меньшей мере, знать среднюю скорость «кругооборота» или «коэфициента обратимости» азота, т. е. количество единиц синтезированного органического вещества вообще или в пищевых организмах, приходившегося за рассматриваемый период на единицу азота — задача, вряд ли осуществимая при современном состоянии знаний.

ный на одном водоеме, да еще в условиях разреженной посадки карпов (всего 36% от нормальной) на другие водоемы, поскольку не только a priori, но также и из данных авторов совершенно ясна резкая зависимость этой величины от состава бентоса, не говоря уже о плотности посадки и других условиях.

Однако, оставив в стороне и это соображение, не приходится придавать серьезного значения этой величине, если разобраться в данных, на которых она основана. Суточное потребление отдельных пищевых компонентов определялось авторами косвенным путем с помощью вычислений, которые основывались на следующих, специально определявшихся величинах:

1. «Суточный азотистый рацион» (почему не азотный?). Эта величина определялась в лабораторных условиях путем учета выделения азота карпами, выловленными из пруда непосредственно перед измерениями. При расчетах делалось далекое от очевидности допущение, что полученные таким путем величины справедливы и для условий пруда.

2. «Процент соотношения отдельных пищевых компонентов». Вероятно, это выражение следует понимать в смысле процентного содержания отдельных пищевых компонентов в потребляемой карпами пище, которое практически заменялось процентным содержанием остатков отдельных форм в кишечнике, что, вообще говоря, не одно и то же. Нам кажется, что приравнивание этих величин может привести к значительным искажениям, в особенности по отношению к оценке относительного значения в питании легко разрушающихся форм (олигохеты и др.).

При этом авторы считают возможным пользоваться данными, полученными на весьма ограниченном количестве вскрытий. Так, 4.VIII исследовались 3 рыбы, а 19.VIII—всего 2!

3. Содержание азота в отдельных пищевых организмах. Необходимые данные были взяты из литературы и неопубликованных материалов.

Пользуясь этими тремя величинами, авторы вычисляли суточное потребление рыбой отдельных пищевых организмов, вернее основных групп их (Copepoda, Cladocera, Oligochaeta, Chironomidae и «прочие»), ведя все расчеты по азоту.

Одновременно, с помощью общеупотребительных методов определялась суммарная биомасса пищевых организмов в пруду. Условность получаемых этими методами величин биомассы широко известна.

По биомассе пищевых организмов и, в частности, бентоса, перечисленной на азот, и суточному потреблению нетрудно вычислить процент выедания за сутки.

Как видим, вычисления авторов включают в себя длинный ряд в большей или меньшей степени произвольных допущений и основываются на многих величинах, определение которых неизбежно сопряжено с значительными погрешностями. При этом возможные пределы допущенных погрешностей, а, следовательно, и степень достоверности конечных величин остаются неизвестными.

Посмотрим теперь, что представляют собой конкретные результаты применения изложенного метода, на которых авторы основывают свои выводы, и, в частности, на каком материале получен средний процент выедания бентоса, определение которого являлось главной целью работы.

Как оказывается, эта величина выведена всего из четырех наблюдений, сделанных 19.VII, 4.VIII, 19.VIII и 2.IX, при этом для каждого дня процент выедания бентоса соответственно равнялся 4,6, 12,2, 6,0 и 3,8. Излишне указывать, что при столь резких

колебаниях отдельных определений достоверность среднего арифметического, полученного на основе всего только четырех измерений, весьма невелика. Еще более резкие колебания находим в процентах выедания отдельных групп бентоса, а именно для Chironomidae: 8,1, 26,15, 21,26 и 1,04 и для «прочих»: 4,85, 12,76, 39,78 и 37,51. Легко видеть, что в среднем эти цифры значительно выше, чем процент выедания бентоса в целом. Это явилось следствием того, что олигохеты, занимавшие весьма значительное место в бентосе (от 50 до 90%), по мнению авторов, «почти совершенно не употреблялись рыбами в пищу. Поэтому общий процент употребления рыбами зообентоса оказался пониженным. Количество же потребленных пищевых организмов гораздо выше (до 27—39%).

Последние цифры не вызывают у авторов удивления, мы же отказываемся понять, каким образом возможно представить себе столь высокий процент выедания за сутки пищевых организмов, в особенности таких форм, как личинки хирономид. Очевидно, в этом случае катастрофическое истребление бентоса в течение немногих дней могло бы быть предотвращено только такой скоростью возобновления биомассы пищевых организмов, которая во много раз превышает возможную. За время наблюдений авторов биомасса бентоса по их определениям после некоторого падения за счет уменьшения количества личинок хирономид (по всем данным в результате вылета) не только не уменьшалась, но даже заметно возросла. Приведем результаты определений биомассы бентоса, выраженной в килограммах N на пруд в целом:

15—17.VII—868	21—23.VII—403	27—29.VII—357
3—5.VIII—181	9—11.VIII—273	15—17.VIII—376
21—23.VIII—460	27—29.VIII—468	

В то же время нетрудно видеть, что только для того, чтобы биомасса бентоса оставалась на одном уровне, необходимо, чтобы процент прироста равнялся проценту убыли. Вряд ли кто-либо возьмется утверждать, что прирост биомассы кормовых организмов за сутки может достигнуть даже 5%, не говоря уже о 30%.

Полученные авторами проценты выедания пищевых организмов не могут иметь реального значения, и величина их непосредственно доказывает несовершенство применявшихся методов.

Таким образом, данные авторов сами по себе возбуждают серьезные сомнения и нуждаются в проверке на материале, полученном с соблюдением требований, предъявляемых к количественным исследованиям.

Следовательно, не только вычисления авторов основаны на ошибочных предпосылках, но и результаты их работы далеко не обладают достаточной достоверностью, чтобы служить основой для суждения о правильности наших выводов или для оценки точности применявшейся нами методики.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 5

НЕКОТОРЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ ПО ПОВОДУ КРИТИКИ Г. Г. ВИНБЕРГОМ РАБОТЫ «ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ДВУХЛЕТНИМ КАРПОМ ЕСТЕСТВЕННЫХ КОРМОВЫХ ЗАПАСОВ ПРУДА»

Г. С. Карзинкин

(Лимнологическая станция в Косине)

Ошибки, которые Винберг „обнаруживает" в нашей работе, можно разбить на две категории: 1) „ошибки", допущенные при критике работы Винберга, и 2) „ошибки", которые он находит непосредственно в самой нашей работе, в результате чего он ставит всю работу под сомнение.

На ошибках первой категории можно было бы совсем не останавливаться поскольку они не касаются сути нашей работы, но для полноты ответа и для избежания дезориентировки читателя позволим себе кратко остановиться и на них и на тех выводах, которые были на основании их сделаны.

К „ошибкам" этой категории можно отнести следующее:

1. То, что мы взяли для расчета числовые выражения „чистой продукции" Винберга, оперируя с ними как с величинами первичной продукции, что не соответствует их трактовке Винбергом.

2. Что мы при сопоставлении своих данных с данными Винберга пользовались несравнимым материалом и отсюда сделали якобы несостоятельный вывод о том, что если „не признавать доминирующей роли макрофитов как продуцентов органического вещества, то, нам кажется, придется сделать вывод о некоторой неудовлетворительности методики, которой пользовался Винберг для определения образования количества первичной продукции фитопланктона".

По поводу „ошибки" в терминологии необходимо отметить, что нами действительно допущена ошибка, только не в том смысле, как это трактует Винберг. Когда мы сравниваем продукцию планктона и бентоса в их связи друг с другом, мы имеем право продукцию планктона именовать первичной по отношению к бентосу, продукция которого должна рассматриваться как вторичная продукция. Мы допустили ошибку только в том смысле, что к величинам Винберга применили термин „продукция", что является по сути недопустимым по следующим соображениям. Винберг первичной продукцией называет величину фотосинтеза, но по отношению к водоему эта величина не может еще рассматриваться как первичная продукция органического вещества[1]. Продукция в отношении водоема получается только в результате двух противоположных процессов, совершающихся в растении,—фотосинтеза и диссимиляции. Только в результате созидания и распада вещества в самом растении водоем получает то или иное количество органического вещества как первичного продукта. Таким образом, трактовка Винбергом термина „первичная продукция" нам кажется мало удачной. Если согласиться с Винбергом, что наблюдаемая им величина окисления „в

[1] Это есть количественное выражение одной из сторон процесса продуцирования, но не количественное выражение полученной продукции.

значительной мере обусловливается дыханием водорослей", то его величины „чистой продукции" несомненно при достаточно удовлетворительной методике должны близко стоять к величинам первичной продукции в наиболее распространенном у гидробиологов смысле слова.

Величины „чистой продукции" Винберга имеют в ряде случаев отрицательное значение, что заставляет нас отказаться от возможности наименования их „чистой продукцией", так как продукция может быть величиной или положительной, или равной нулю, но не может быть отрицательной. Здесь уместнее употреблять какие-либо иные термины, что-нибудь вроде баланса и т. п., где может быть и положительное, и отрицательное значение, а не термин „продукция". Таким образом, нам кажется вредным оперировать терминологией Винберга, ведущей не к разъяснению, а к запутыванию вопросов, связанных с проблемой продуктивности[1].

Теперь остановимся на второй нашей ошибке. Здесь действительно нами допущено совершенно неверное сравнение. Нельзя сравнивать среднесуточное потребление с процентом потребления за сезон, но вместе с тем, во избежание „дезориентировки" лиц, пожелающих работать в области изучения баланса органического вещества в водоеме, мы не считаем возможным отказаться от тех выводов, которые мы сделали по отношению к работе Винберга. Если проанализировать ее в части, связанной с применением „черных" и светлых склянок для определения величины продукции органических веществ в водоемах, то для этих выводов найдется немало оснований. Позволим себе привести два примера.

Винберг, работая на четырех прудах, получил некоторые данные по пруду № 10, которые мы и рассмотрим. В этом пруду, по данным автора, „чистая продукция" за наблюдаемый период выразилась в 45,5 тысяч калорий. В теле выловленных карпов (составляющих лишь какую-то часть первоначально отгуливавшихся здесь рыб) содержалось 8 000 калорий. Сделаем мало вероятное допущение[2], что вся „чистая продукция" перейдет в кормовой бентос, минуя все иные звенья сложных цепей, минуя все организмы непищевого значения. При этом условии в кормовом бентосе окажется заключенным не более одной трети первоначальной величины „чистой продукции", т. е. 15 170 калорий (беря отношение пластического к энергическому обмену, как 1:2). Из этого количества в лучшем случае может получиться стадо карпов, содержащее не более 5 000 калорий, а фактически пруд дал улов, содержащий 8 000 калорий + x калорий, отошедших за счет погибшей рыбы. И это при наших допущениях о полном переходе всей „чистой продукции" в кормовой бентос. Уже этот случай заставляет сомневаться в возможности признания за методом Винберга достаточной полноценности даже для приближенных выводов об истинной величине первичной продукции органического вещества в водоеме.

В виде другого примера приведем следующее—Винберг в введении к своей работе отмечает, что „аллохтонное поступление органических веществ, как будет показано ниже, не могло в наших условиях иметь какого-либо значения". В конце работы Винберг совершенно справедливо указывает, что „известно, как правило, в пресных водах количество растворенного органического вещества во много раз превышает количество органического вещества план-

---

[1] Ниже мы, не вводя новых терминов, для удобства сопоставления применяем к данным названного автора его терминологию, отмечаяя ее кавычками, как мало удачную.

[2] Оно, конечно, невероятно. Мы его делаем только ради иллюстрации „достоверности" величин, полученных Винбергом.

ктона". Винберг дает весьма интересные анализы, позволяющие судить о накоплении органического вещества в воде за наблюдаемый отрезок времени. Как мы видели, „чистой продукции" в пруду № 10 по величинам Винберга не могло хватить на образование выловленной из этого пруда рыбы, а фактически же оказывается, что в воде пруда № 10 произошло не уменьшение органического вещества, а накопление 84 000 калорий - величина, превышающая „чистую продукцию" планктона. Для того чтобы выйти из затруднительного положения и не дискредитировать свой метод, автор считает, что „в нашем случае накопление органических веществ в воде прудов к осени вполне соответствует тому накоплению, которое можно ожидать в результате испарения воды и пополнения убыли ее водой с достаточно значительным содержанием органических веществ". Но это чисто голословное утверждение и, как мы сейчас увидим, оно вряд ли соответствует действительности. Для того чтобы разобраться в этом, надо взглянуть на таблицу четвертую, приводимую в критикуемой работе. При самом поверхностном анализе цифрового материала этой таблицы бросается в глаза, что, несмотря на несомненную возможность значительного испарения в июне, июле и начале августа, количество органических веществ, растворенных в воде, возростало мало, а резкое повышение наблюдалось после максимального развития водорослей, во второй половине августа. Величина же „чистой продукции", по Винбергу, при весьма в общем колеблющихся числах заметно возросла только в пруду № 15 и № 7. В остальных двух оставалась равной или даже несколько меньшей, чем в ряде до этого наблюдаемых случаев. Вычислим по рекомендуемому Винбергом способу величину „чистой продукции" с 3 по 31 августа для пруда № 15. Для этого нам прежде всего надо найти среднесуточную величину, определяемую как среднее от суммы двух чисел (величины, установленной за первые и последние сутки наблюдаемого отрезка времени), и полученную среднесуточную умножить на количество суток между этими двумя наблюдениями. В этом пруду в августе по Винбергу было наибольшее возрастание величины „чистой продукции". Расчеты дают возможное накопление (без допущения естественной „утечки" части образовавшегося органического вещества на дно пруда) в планктоне 35 мг органических веществ, выраженных мг O_2/л, а вода пруда (судя по данным 4 таблицы работы Винберга) за это время фактически обогатилась органическим веществом в количестве 78—92 мг O_2/л (+10% недоопределяемых за счет неточности метода).

Еще более показательные результаты пересчетов для пруда № 10. По Винбергу, за 1 августа величина суточной „чистой продукции" равнялась +0,21 мгO_2/л. Следующий сделанный им анализ от 20 августа дает уже отрицательную величину „чистой продукции", равную —0,19 мгO_2/л в сутки[1]. Среднесуточная продукция органического вещества за этот отрезок времени выразится ничтожно малой величиной плюс 0,01 мгO_2/л. Беря количество суток от 3 по 20 августа, получаем, что за это время в планктоне накопилось органического вещества 0,17 мгO_2/л. С 20 по 31 августа, рассуждая таким же образом, получаем величину, равную 0,275 мгO_2/л. Всего следовательно, с 3 по 31 августа в воде пруда произошел прирост орга-

---

[1] Винберг весьма негодует на наш цифровой материал, из которого мы вывели средний процент выедания. Он же в своих расчетах, не задумываясь, пользуется выведением среднесуточного из таких, например, данных—2,96 и 0,5 мгO_2/л образовавшегося органического вещества за сутки (анализ 1 и 20 августа в пруду № 15), или же пользуется числами, которые приведены здесь нами для пруда № 10 и по поводу которых Винберг никаких оговорок не делает. Мы считаем себя в полном праве вернуть ему замечание, сделанное им по поводу наших вычислений, что

нического вещества на 0,445 мгO_2/л, а фактически накопилось органического вещества в прудовой воде, по данным анализов, нефильтрованной воды +20,9 мгO_2/л, а по фильтрованной воде +32,9 мгO_2/л, т. е. в 47—74 раза более того, что дают данные Винберга.

Мы считаем, что такое накопление в августе органических веществ в воде при наличии совпадения накопления с максимальным развитием фитопланктона должно рассматриваться в основном не с точки зрения испаряемости воды в пруду и отсюда накопления органических веществ аллохтонного происхождения, а тем, что методика, предложенная Г. Г. Винбергом, страдает известной неточностью, иногда не позволяющей уловить истинный ход процессов, совершающихся в водоеме. Весьма вероятно, что чем больше будет плотность населения при определенном качественном составе, тем больше будет ошибка метода. Но если даже согласиться с Винбергом относительно происхождения этих веществ в пруду, то становится непонятным, почему он берется утверждать о значительной роли планктона и малой роли органических веществ аллохтонного происхождения, хотя эти числа одного порядка[1].

На основании изложенного мы и считаем себя вправе подтвердить те выводы, которые были нами сделаны ранее по отношению к работе Винберга. Для нас в общем несомненно, что величина „первичной продукции", определяемая по методу Винберга, является сравнительно небольшой частью той истинной величины органических веществ, которые вносятся извне и образуются в самом водоеме как за счет фитопланктона, так и за счет фитобентоса. На этом позволим себе покончить с замечаниями, связанными с ошибками, допущенными нами при критике статьи Винберга.

Теперь остановимся на второй группе наших „ошибок", т. е. ошибок, которые, по Винбергу, допущены нами непосредственно в самой нашей работе. Прежде всего мы должны указать, что значение своей работы мы ни в коей мере не переоценивали и указали в ней, что „настоящая работа является только первым приближением к решению сложной проблемы использования ихтиофауной кормовой базы водоема и ее выводы являются только ориентировочными". Мы допустили сравнение наших данных с данными Винберга, так как никоим образом не предполагали, что автор своей методикой претендует на точный количественный учет и что на полученные им данные нельзя смотреть как на ориентировочные величины, верные только в пределах порядка величин. Какова же истинная ценность этих величин, мы указали выше.

Что наша работа обладает целым рядом крупных недостатков и неточностей, никоим образом отрицать не приходится. Одним из таковых, несомненно, является отсутствие доказательства, что величина обмена азота при перенесении карпов из водоема в аквариальные условия, хотя бы на 3—4 часа, не сильно сказывается на нормальной величине обмена. Но ко времени, когда начиналась эта работа, мы располагали лишь ориентировочным материалом 1932/33 г., указывавшим, что при соблюдении некоторых условий сдвиг обмена в первые часы (до 7 часов) мал и он отличается немногим от обмена у рыб, не подвергавшихся внешним раздражениям[2]. Исходя из

„изли не указывать, что при столь резких отдельных определениях достоверность среднеарифметического... „весьма невелика". Это мы можем сделать, тем более что, как будет показано ниже, процент выедания биомассы по отдельным дням должен обязательно довольно сильно варьировать.

[1] Химическая же природа „аллохтонных" органических веществ им не вскрыта, так что вопрос об усвояемой или неусвояемой их форме остается открытым.

[2] Это никоим образом не указывает, что обмен в момент раздражения меняется не сильно, но после оставления рыб в покое в первые часы величина обмена будет близкой к величине обмена у рыб, не подвергавшихся раздражению.

этого, мы и решили проводить опубликованную работу. В настоящее время у нас собран более полный и точный материал, позволяющий указать в будущем величину возможной ошибки при постановке опытов подобного рода[1].

Второй неточностью нашей работы, конечно, является то, что для своих расчетов по сухим весам и азоту кормовой базы мы использовали литературный материал, а не брали материал из данного водоема, но эта неточность такова, что не может исказить порядка величин, а мы только этого и хотели.

Относительно сомнений Винберга о возможности приравнивания состава содержимого кишечников к действительному составу пищи, то тут лицам, знакомым с этим делом, никаких пояснений не требуется. Если работает специалист, он знает, что тело Oligochaeta в среднем и заднем отделе кишечника рыб разрушается и обнаруживает их присутствие по неперевàримым щетинкам. Таковых, как это указывает В. А. Мейен, у наших карпов обнаружено не было. Значительно хуже дело обстоит с рядом организмов[2], которыми карп несомненно питается и которые обнаруживаются у него в кишечнике, но трудно поддаются количественному учету. Этот момент в одном случае имел, как видно из таблицы третьей, место и у нас. В кишечнике, взятом 19 июля, по анализам Мейена было встречено значительное количество моллюсков, подсчет которых не был проведен. Ввиду этого при пересчете на азот имело место преувеличение потребления остальных компонентов пищи и в абсолютных величинах это в наибольшей степени сказалось на Chironomidae как формах, преобладающих в кишечнике. Несомненно, что процент выедания их в это время при возможности количественного учета всех организмов, встреченных в кишечнике, снизился бы с 8% до более низкого, но для учета процента выедания азота, заключенного в общей массе организмов пруда, это значения не имеет.

Теперь остановимся на полученных нами процентах выедания.

Когда гидробиологи дают величину определяемой ими биомассы, то при этом всегда отмечают орудие лова и каждому гидробиологу хорошо известно, что количественное определение бентоса есть величина относительно верная лишь для данного метода исследования. Мы в своей работе указали, что наш процент выедания (6%) при «плохой улавливаемости некоторых компонентов зообентоса» является преувеличенным. Это несомненно сильно сказывалось на группе «прочих организмов», куда, как видно из сопоставления наших таблиц, третьей и восьмой, вошли такие организмы, как Corethra, Corixa, личинки Ephemeridae, т. е. как раз объекты, плохо улавливаемые дночерпателем и для которых получился наибольший процент выедания. Количество потребления этих организмов закономерно возростало, идя параллельно тому, как шло уменьшение в пруду излюбленной пищи карпа Chironomidae[3]. По мере уменьшения их биомассы рыбы все более и более переключаются на питание организмами, плохо улавливаемыми дночерпателем. Попытка Винберга показать, что в результате выедания биомасса, якобы по нашим

---

[1] Винберг делает замечание „Почему азотистый, а не азотный обмен?“. Почему В. С. Ивлев в своем отчете о данной теме употр ялял это выражение и почему один из авторов нашей работы употребил е о кон ексте, сказать трудно; но думаю, что, исходя из большего удобства произношения, по аналогии с тем, как употребляют „характеристика пи и ю азотистым веществам“, конечно, вовсе не ро зводя их от солей азотистой кислоты.

[2] Этого Винберг не отмечает.

[3] Винберг, к сожалению, не заметил этого закономерного падения биомассы основных пищевых организмов и столь же закономерного перехода карпов на иной характер питания.

данным, мало меняется, не может считаться основательной. На Chironomidae как основном объекте, потребляемом карпами и неплохо улавливаемом дночерпателем (понятно, начиная с определенных размеров), мы можем видеть, что, несмотря на наличие нескольких генераций за наблюдаемый период, биомасса их все время шла на убыль, упав с 35 кг 16 июля до $1^1/_2$ кг 28 августа. Те же величины, которыми оперирует Винберг для доказательства противоположного, относятся к колебанию биомассы в целом, в значительной мере отражающим ход развития Oligochaeta, организмов, которыми карп у нас не питался. Эти величины интересны тем, что на них можно смотреть как на подтверждение тех старых наблюдений, что освободившиеся в природе места довольно быстро заполняются новыми поселенцами.

Теперь о возможности больших суточных процентов выедания биомассы тех или иных организмов.

Вопрос относительно форм, плохо улавливаемых дночерпателем, не является для нас важным; что же касается таких форм, как Chironomidae [1], то они, по нашим данным, выедаются весьма интенсивно. С 19 июля по 4 августа [2] потребление их менялось мало. Выраженное в азоте, оно колебалось от 30 до 24 г в сутки. Но так как величина биомассы, не считая съеденной, за это время сильно упала (341 до 67 г азота на 1 м²), то естественно, что процент выедания от запаса Chironomidae сильно возрос. Высок он и 19 августа, когда фактическое потребление упало втрое — с 24 г азота в сутки до 4 г, но так как втрое почти уменьшилась биомасса, то процент выедания остался высоким (21,3%).

Как же мы допускали возможность столь высоких процентов суточного потребления? Ведь, по Винбергу, в этом случае «катастрофическое истребление бентоса в течение немногих дней могло быть предотвращено только такой скоростью возобновления биомассы пищевых организмов, которая во много раз превышает возможную». Обратив внимание на вышеприведенные числа, мы заметим, что «катастрофическое» выедание наблюдается как раз тогда, когда убыль от этого выедания в природе легко может быть восстановлена, т. е. в момент небольшого количества биомассы. Для иллюстрации катастрофы Винбергу и надо было оперировать не с процентами, а с абсолютными величинами.

Количество форм, составляющих биомассу Chironomidae прудов рыбоводного типа, весьма велико. В нашем случае ее образовали 22 различные формы. Из них 10 встречались в больших количествах. Большинство из них имеет несколько генераций за вегетационный период. Благодаря этому мы можем рассчитывать на частые изменения биомассы. При внимательном просмотре нашей работы (таблица вторая) можно заметить, что за полуторамесячный период наблюдения биомасса пруда обновлялась несколько раз. В виде пояснения приведем некоторые данные, вычисленные из указанной таблицы и заимствованные из неопубликованного отчета Шеиной [3]. Эти данные касаются изменения средних сырых весов личинок за период наблюдений изменения плотности населения и «видового» состава бентоса вообще и Chironomidae, в частности. Средний сырой вес личинок 15—17 июля — 3,1 мг, 21—23 июля — 1,6 мг. К этому

[1] Не улавливаются только личинки, находящиеся в более глубоких слоях ила, которые не захватываются дночерпателем, и не учитываются мелкие личинки, которые при промывании проходят через сито.

[2] Величина их выедания за сутки, как отмечалось выше, является величиной преувеличенной.

[3] За краткостью нашей работы много материала, в частности и весьма полный отчет по бентосу Шеиной, не могло в нее войти.

времени несомненно происходило изменение качественного состава биомассы, так как при падении ее втрое плотность населения уменьшилась всего в полтора раза. Из отчетов Шеиной видно, что количество личинок Glyptotendipes polytomus сократилось в среднем почти с 600 до 100 экземпляров на 1 м². Уменьшилось и количество личинок Tanypus (с 1300 до 730 экземпляров на 1 м²). Но, с другой стороны, произошло значительное увеличение Polypedilum — с 200 до 440 на 1 м² и вступил новый сочлен — Eutanytarsi. 27—20 июля средний сырой вес личинок равен 1,6 мг, 3—5 августа 1,7 мг, 9—11 августа 0,9 мг. В это время опять должно наблюдаться изменение биомассы, так как при ее уменьшении на $^1/_4$ плотность населения возросла на $^1/_3$. Судя по отчету Шеиной, произошли следующие изменения: остатки взрослых личинок Glyptotendipes polytomus нацело исчезли из биомассы, зато появилось значительное количество молодых личинок этого вида. Выпал Psectrotanypus, но значительно увеличивается количество личинок Culicoides и личинок Attersée. 15—17 августа средний сырой вес личинок равняется 0,8 мг, 21—23 августа 0,5 мг. Опять несомненно значительно меняется состав биомассы. Вес биомассы остается близким к величине предыдущего наблюдения. Плотность же населения увеличивается на 58%. Это произошло главным образом за счет увеличения молодых личинок Glyptotendipes (в среднем 300 личинок на 1 м²) и Culicoides (в среднем 500 личинок на 1 м²). В это время наблюдается относительно значительное падение Tanypus (с 150 до 80 на 1 м²) и Cryptochironomus (с 160 до 60 на 1 м²).

27—29 августа средний сырой вес личинок равен 0,5 мг. Здесь, несмотря на сходство средних сырых видов с предыдущим анализом, все же замечается значительное изменение биомассы. Количество молодых личинок Glyptotendipes сократилось более чем втрое (в среднем с 300 до 85 на 1 м²), а более взрослых увеличилось (с 35 до 120 на 1 м²). Значительно сократилось количество Tanypus, но возросло количество Culicoides (их количество в бентосе, начиная с 9—11 августа, все время наростало, достигая здесь максимума, равного в среднем 840 на 1 м²).

Таким образом, зная, что процент выедания биомассы в значительной степени обусловливается ее величиной, и имея в виду непостоянство биомассы, нетрудно допустить возможность выедания биомассы в отдельные сутки даже выше 30%. С подобным явлением мы почти несомненно столкнулись бы и в нашей работе, если бы работа с самого начала была проведена удачно. В первые 10 дней (с 10 мая) после полного залития пруда водой плотность населения и биомасса Chironomidae была мала (1,6 г на 1 м² вместе с Oligochaeta). В это время мы несомненно имели бы высокий процент выедания. Затем 20 мая биомасса резко увеличилась за счет вхождения в нее вышедших из кладок личинок Chironomus thummi, дойдя до 24,2 г (вес только Chironomidae). Для Винберга мы можем указать прирост в процентах. Здесь произошло увеличение биомассы не на 5% (в возможности чего сомневается Винберг), а на 1400%. Таким образом, за весьма короткий срок произошло большое увеличение биомассы за счет личинок, бывших до этого в «резерве».

Таким образом, упрек, сделанный нам Винбергом о нереальности процента выедания, в отношении Chironomidae основан на отсутствии у Винберга реального представления о составе и динамике биомассы мелких водоемов.

В заключение хочется пожелать, чтобы настоящая обоюдная критика послужила новым толчком к дальнейшей разработке и углублению как методики Г. Г. Винберга, так и нашей.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 5

НЕКОТОРЫЕ ИТОГИ РАБОТ В ОБЛАСТИ ПАРАЗИТОЛОГИИ

Проф. В. Догель

Из лаборатории зоологии беспозвоночных ЛГУ и Петергофского биологического института

В последние шесть лет в лабораториях зоологии беспозвоночных Ленинградского университета и Петергофского института ведется интересная работа в области экологической паразитологии. Три года назад паразитологическая тематика расширилась включением тем по физиологии паразитов, а также по некоторым теоретическим вопросам общей паразитологии. Ввиду того что все эти работы представлют собой одно целое, а количество работ значительно выросло, является рациональным подвести некоторые итоги всему сделанному с указанием ближайших намечаемых задач.

Теоретическая проработка проблем общей паразитологии показала, что некоторые из основных моментов этой отрасли знания далеко не достаточно разобраны. Так, простое изучение распространения паразитизма в животном царстве (Кнорре, 1937) показывает полное отсутствие паразитов среди Deuterostomia — в 17 классах этой группы нет ни одного паразита, тогда как из 31 класса Protostomia 20 имеют паразитических представителей, а 7 являются целиком паразитическими. Таким путем удается выявить еще один из показателей глубокой разности биологического облика стволов Deuterostomia и Protostomia, которая сказывается и во многом другом. Тот же простой систематический анализ прекрасно иллюстрирует зависимость между склонностью данной группы к переходу к паразитизму и между высотой организации группы: среди червей наибольшую склонность к паразитизму обнаруживают низшие. Среди Gastropoda паразиты имеются только в низшем отряде Prosobranchia, среди Oligochaeta почти исключительно Archioligochaeta, среди Crustacea преимущественно Entomostraca (паразиты имеются среди представителей 3 отрядов Entomostraca и всего в одном отряда — Isopoda — Malacostraca) и т. д.

Исследование морфологических адаптаций к паразитическому образу жизни (А. Иванов, 1937) приводит к установлению некоторых новых способов возникновения органов (дистракция) и к выяснению связи различных категорий адаптаций с разными модусами возникновения органов по А. Северцову.

Детальное изучение некоторых паразитов приводит, наконец, к некоторым интересным новым сравнительно-анатомическим данным. На основании изучения паразитического моллюска Poedophoropus, Иванов (1937) устанавливает у паразитических моллюсков постепенную редукцию кишки и желудка и замену их печенью, причем последняя, меняя свою функцию, меняет и строение — становится простым слепым мешком. Другой интересный пример смены функций обнаруживает Дубинин (1938) у сосальщика Patagifer bilobus из кишки каравайки. Совсем молодые особи Patagifer имеют нормальную ротовую присоску и дуговидный воротничок из шипов на переднем конце тела. По мере роста животного присоска отстает в размерах,

тогда как воротник увеличивается, становится двулопастным и начинает захлопываться на брюшную сторону; прикрепление паразита при помощи присоски изменяется в течение индивидуальной жизни в прикрепление зажимного типа.

Другая линия паразитологических работ лаборатории стремится выяснить некоторые особенности физиологии эндопаразитов, главным образом их обмена веществ и накопления в их теле запасных питательных материалов. Ближайшая задача лаборатории заключается в том, чтобы выяснить, каким образом, как быстро и в каких органах паразитов происходит накопление запасных питательных материалов (углеводов, жиров) при различной диэте хозяина, при переходе многохозяйных паразитов из одного хозяина в другого (например, из беспозвоночного в позвоночное, из холоднокровного в теплокровное) и в условиях искусственной культуры паразитов на разных средах. Ясно, что эти исследования должны помочь в разгадке таких общих вопросов паразитологии, как проблема специфичности, как зависимость созревания гонад от попадания в окончательного хозяина и т. д. Из сделанных в этой области работ укажем статью Догеля и Гнездилова (1935) „Материалы к изучению Balantidium coli". В статье констатируется большое количество гликогена в плазме Balantidium и усиленное накопление этого вещества в связи с крахмальной диэтой. Далее устанавливается большая бедность Balantidium жиром, причем накоплению жира не способствует ни крахмальный, ни белковый (питание эритроцитами) режим. Заслуживает внимания образование в теле зерен черного пигмента (меланина) при питании Balantidium эритроцитами. Этот факт позволяет дать биологическую группировку паразитических простейших на две категории: одни (Entamoeba, Piroplasmoidea) при питании эритроцитами не образуют в своем теле меланина, другие (Balantidium, Haemosporidia) образуют его. Это говорит о двух разных типах пищеварительного процесса у данных группировок простейших.

В работе Лутта (в печати) исследуется распределение запасных питательных веществ в разных стадиях развития у Diphyllobothrium latum (яйцо, корацидий, процеркоид, взрослый червь), Trematodes (мирацидий, спороциста, редия, церкария, взрослый организм) и у скребней (яйцо, личинка из промежуточного хозяина, взрослый червь). Автор приходит к выводу, что у эндопаразитических червей гликоген является главным источником энергии и может откладываться во всех органах и тканях. Жир у живущих в анаэробных условиях червей формируется главным образом за счет распада гликогена. У изучавшихся червей гликоген и жир найдены у всех стадий развития, но количество того и другого сильно вариирует в зависимости от стадии развития. Наименьшее количество запасных веществ имеется на начальных стадиях жизненного цикла (мирацидий, корацидий, процеркоид). С каждой следующей стадией относительное количество запасов гликогена и жира возрастает. При голодании паразитов гликоген расходуется быстро, жир—значительно медленнее. Из отдельных интересных моментов укажем наличие значительных количеств жира в наружной, сбрасываемой, т. е. провизорной, оболочке корацидиев. Далее следует отметить полное отсутствие гликогена в глубоких впячиваниях гиподермы скребней, лемнисках, между тем как остальная гиподерма переполнена гликогеном. Очевидно, что глубокое положение лемнисков по сравнению с поверхностным положением остальной гиподермы, впитывающей пищу из кишечника хозяина, играет в этом различии значительную роль.

Наконец, заслуживает внимания известное накопление жира в тканях в случаях несомненного голодания у Diphyllobothrium, что

указывает на происходящие при голодании процессы жирового перерождения.

Марков в ведущейся в настоящее время работе рассматривает те же процессы накопления запасных питательных веществ у паразитических червей (Diphyllobothrium, Triaaeophorus), воспитываемых в разных условиях на разных питательных средах, а также выясняет выживаемость их на этих средах. В настоящее время уже удалось выяснить, что в некоторых средах паразитические черви не только долго живут, но и питаются, ибо запасы гликогена в них не уменьшаются в течение значительных сроков. Кроме того, Марков получил столь долгое выживание (63 дня) плероцеркоидов широкого лентеца в искусственных условиях, какого до сих пор не удавалось никому добиться. Проведение описываемых опытов позволит ставить над рядом паразитов длительные опыты в искусственных условиях и, таким образом, дает возможность выяснить некоторые стороны их физиологии, остававшиеся до сих пор труднодоступными для исследования.

Главное же внимание лабораторией уделялось развитию проблем экологической паразитологии, в особенности выяснению зависимости динамики паразитофауны от измененной окружающей хозяина среды и от изменений физиологического состояния самого хозяина. В этом отношении со времени появления моей статьи (Догель, 1935), дающей главные установки работы по данному вопросу, лабораторией сделано много нового.

Исследование названной выше проблемы разделено на несколько глав в соответствии с различными гранями этой многогранной проблемы. Объектом исследования во всех исследованиях нашей школы служит вся паразитофауна того или иного хозяина, взятая в целом.

Рассмотрим теперь отдельные главные моменты исследования с указанием относящихся к ним работ и важнейших намечающихся результатов.

I. ВЛИЯНИЕ ВОЗРАСТА ХОЗЯИНА НА СОСТАВ ЕГО ПАРАЗИТОФАУНЫ

В предыдущей моей сводке уже упоминалось о возрастных изменениях паразитофауны у щуки, у плотвы (Горбунова, 1936) и у хариуса (Дубинин, 1936). В настоящее время закончен еще ряд работ на ту же тему, объектом которых выбраны хозяева, ведущие более или менее стационарный образ жизни. Столяров (1936) изучал динамику паразитофауны у карпов в рыбоводных хозяйствах Ленинградской области, Петрушевский (1936) проделал такое же повозрастное обследование паразитов культурной форели. Наконец, Киршенблат провел большое возрастное и сезонное исследование паразитов ряда грызунов в Закавказье, а Победоносцев (работа не закончена)—над воробьями в Саратове.

В результате собственных и литературных данных в отношении этого пункта удается установить следующие закономерности.

Паразиты в своем отношении к возрасту хозяина могут быть разбиты на несколько групп:

а) Паразиты, не зависящие в своем распространении от возраста хозяина. Таковыми у щуки оказываются, например, многие Myxosporidia (Myxosoma dujardini, Henneguya lobosa), Gasterostomum fimbriatum, Acanthocephalus lucii, Argulus. У хариуса и плотвы аналогичное распространение показывают Diplostomulum spathaceum. У грызунов такую же картину дают Syphacia stroma (у Apodemus), Syphacia obvelata и некоторые другие.

б) Паразиты, зараженность которыми уменьшается с возрастом. Такие сравнительно редкие отношения показывает Proteocephalus

cernuae у щуки, повидимому, Tetraonchus borealis у хариуса, Andrya caucasica у полевок.

в) Очень небольшую группу составляют паразиты, заражение которыми увеличивается до известного возраста, а затем падает. У щуки к этой категории принадлежит споровик Henneguya oviperda. Он локализуется в личинках, появляется в большом количестве ко времени первого икрометания, т. е. у трехгодовых щук, а затем заражение им снижается с 60 до 30%. Повидимому, падение зараженности более старых щук объясняется приобретением иммунитета. У мышевидных грызунов такой же особенностью распространения обладает Heligmosomum polygyrum.

г) Кривая зараженности для значительного большинства паразитов ясно поднимается с возрастом. В тех случаях, когда (Победоносцев, у воробья) состав паразитофауны внутренних паразитов не меняется качественно, он растет с возрастом количественно. Голые птенцы воробья в Саратове заражены эндопаразитами на 14%, взлетыши на 54%, взрослые птицы на 80%.

На основании всей совокупности данных можно прежде всего вывести два правила:

Правило 1. Экстенсивность и интенсивность заражения паразитами повышается с возрастом хозяина.

Правило 2. Раньше всего хозяин заражается такими паразитами, которые не имеют смены хозяев.

Это второе правило доказывается тем, что у рыб первыми появляются такие паразиты, как Myxosporidia, Dactylogyridae, Chilodon (у карпов) и т. п. У молодых угрей, только что вошедших в реки, паразиты, не имеющие промежуточных хозяев, составляют 50% всей паразитофауны, у взрослых же — лишь 20%. Тот же факт отмечает для лесных мышей и полевок Киршенблат. Исключение составляют, однако, такие паразиты, которые связаны в своей биологии с перьями птиц или шерстью млекопитающих. Ясно, что такие виды хотя и не имеют смены хозяев, но появляются на хозяине позже многих обладающих промежуточными хозяевами эндопаразитов, а именно лишь после того, как оперение или волосяной покров достигнет известного развития.

На основании своей работы над полевками Киршенблат склонен считать для них закономерным уменьшение количества видов гельминтов к концу жизни, так что самые молодые и самые старые полевки заражены меньшим числом видов гельминтов, чем полевки среднего возраста. Разделив исследованных полевок по весу на 8 классов, различающихся друг от друга весом в 5 г, Киршенблат находит, что у первых двух классов число встреченных видов гельминтов равно 1 и 3, у пятого класса — 9, а у двух последних — 6 и 4. Интересно было бы проверить эти данные в более подробном исследовании.

До сих пор мы говорили о стационарных хозяевах, не имеющих метаморфоза и не меняющих с возрастом образа жизни. Если мы теперь возьмем для исследования паразитофауну хозяина, обладающего метаморфозом и на разных стадиях развития живущего в той же самой местности, но в совершенно различных стациях, то естественно, что возрастные различия его паразитофауны окажутся еще более резкими. Прекрасный пример этому дает еще не вполне законченная работа Резниковой над динамикой паразитофауны травяной лягушки (Rana temporaria). Водный образ жизни и вегетарианский режим головастика у молодой лягушки изменяются в наземную жизнь и в питание насекомыми. Взрослая лягушка периодически меняет наземный образ жизни на водный и обратно. Посмотрим, как эта смена местообитаний отражается на паразитофауне.

Головастики дают убежище богатой фауне эктопаразитов: Trichodina и колониальные Peritricha, Amphileptus branchiarum, Mastigina hylae. Жаберные стадии Polystomum integerrimum. Из эндопаразитов головастики содержат сначала лишь кишечных инфузорий. Перед самым концом метаморфоза, т. е. когда лягушенок находится еще в воде, его фауна эктопаразитов исчезает нацело и появляется первый кишечный многоклеточный паразит—Diplodiscus subclavatus. В то же время личинка Strigeidae начинают проникать в животное и образовывать цисты с Tetracotyle, а еще немного позже обнаруживаются первые молодые Rhabdias bufonis. Все прочие многочисленные гельминты (в Петергофе, где производилась работа, лягушка содержит 7 видов сосальщиков и 4 вида нематод) приобретаются лягушкой уже после окончания метаморфоза, в течение ее последующей жизни.

II. ВЛИЯНИЕ ПИЩИ ХОЗЯИНА НА СОСТАВ ЕГО ПАРАЗИТОФАУНЫ

Исследование хозяев, живущих в одной и той же стации, в одинаковых условиях, но резко различающихся по характеру пищи, помогает установить следующее правило.

П р а в и л о 3. Паразитофауна богаче и разнообразнее у хозяев, питающихся животной пищей (хищников, насекомоядных), чем у хозяев растительноядных. Это правило отлично иллюстрируется напечатанной уже несколько лет назад работой Жинкина (1931) над туркестанскими ежами (Hemiechinus) и растительноядными грызунами (Rhombomys). Rhombomys в отношении эндопаразитов является почти пустой, у них были найдены лишь цистицерки ленточных глист. Ежи же содержат ленточных червей, круглых червей и скребней в значительном количестве. Этот контраст во внутренностных паразитах особенно хорошо подчеркивается общим сходством состава не зависящих от пищи эктопаразитов ежей и Rhombomys. Такую же картину дает сравнение фауны полевок и землероек в Петергофе (Васильев, в неопубликованной еще работе), Киршенблат подтверждает эти данные в пределах одной и той же систематической группы грызунов. Он указывает, что у грызунов, питающихся, помимо зерен, систематически насекомыми (Apodemus sylvaticus), число видов гельминтов, развивающихся при посредстве промежуточных хозяев, больше, чем у грызунов чисто растительноядных (Microtus). Бауер (работа печатается) находит для двух горных птиц, живущих в одинаковых условиях, но питающихся различно, следующие отношения. Насекомоядная горная трясогузка (Motacilla boarula) из Цихис-Джвари имеет 3 вида кишечных паразитов (Cestodes) и 5 видов эктопаразитов; зерноядная черная овсянка (Emberiza cia)—1 вид кишечных гельминтов и 5 видов эктопаразитов.

III. ВЛИЯНИЕ МИГРАЦИЙ ХОЗЯИНА НА ЕГО ПАРАЗИТОФАУНУ

Этот вопрос довольно подробно разобран уже нами в ряде статей, почему мы позволили себе остановиться главным образом на некоторых новых работах нашей школы в этой области и на суммировании имеющихся данных.

А. Влияние миграций рыб на их паразитофауну доказывается работами Догеля и Петрушевского (1933) над Salmo salar, Догеля и Маркова (1937) над Salvelinus alpinus, Догеля (1936) и Догеля и Петрушевского (1933) над Anguilla anguilla; контролем к ним может служить статья Дубинина (1936) о паразитофауне у стационарной чисто пресноводной рыбы Thymallus thymallus, близко родственной лососевым.

Главные результаты наблюдений могут быть сведены к следующим закономерностям:

Правило 4. Паразитофауна проходных рыб подвергается коренным изменениям в зависимости от их миграций, причем переход их из морской воды в пресную сопровождается потерей значительного числа морских паразитов (преимущественно наружных и кишечных), равным образом катадромальная миграция сопровождается утратой пресноводных паразитов.

Правило 5. У рыб, жизнь которых в смысле местообитания распадается на два совершенно различных периода—молодой рыбы и взрослой,—паразитофауна этих периодов совершенно различна.

Исследование лосося иллюстрирует оба правила. В течение первых 3—4 лет жизни молодь лосося живет в верховьях рек и за это время приобретает компоненты чисто пресноводной паразитофауны (у сеголеток появляются Spiroptera tenuissima и Rhabdochona denudata, у годовиков к ним прибавляется Neoechinorhynchus rutili и Phyllodistomum conostomum, у двухлеток и трехлеток паразитофауна дополняется еще Diplostomulum spathaecum и Crepidostomum, а также некоторыми более редкими пресноводными же паразитами). Затем молодые лососи спускаются в море и когда они через 2—3 года возвращаются в реки для первого нереста, то содержат совершенно иной состав паразитов (Derogenes varicus, Brachyphalus crenatus, Hemiurus appendiculatus, Tetrabothrium, Porrocaecum capsularia, Padunca, Echinorhynchus gadi, Lepeophtheirus strömii и другие чисто морские виды). Этих паразитов лосось частично или полностью теряет, поднимаясь к местам нереста и проводя в пресной воде значительное время. Остаются незатронутыми миграцией только полостные паразиты, не приходящие в контакт с внешней средой.

У гольца (Saevelinus alpinus) с Новой Земли, ведущего приблизительно такой же образ жизни, как лосось, пресноводная паразитическая фауна мальков не так велика (6 видов). Взрослые гольцы из заливов Новой Земли содержат, как и следовало ожидать, преимущественно морских паразитов. Однако в паразитофауне взрослых гольцов есть примесь несомненных пресноводных форм (Tetraonchus arcticus, Salmincola alpina, S. edwardsi, Bothriocephalus salvelini, Cystidicola farionis). С другой стороны, у молоди гольца изредка (3 раза) попадались морские или марино-потамофильные формы (Derogenes varicus, Eubothrium salvelini). Все это говорит о том, что у гольца разница между фауной пресноводной и морской фазы существования не так резко выражена, как у лосося. Биология хозяина дает объяснение этому обстоятельству. Примесь морских видов к паразитофауне мальков гольца объясняется короткостью речных потоков Новой Земли и влиянием на них приливной волны: вследствие этого морские беспозвоночные, служащие промежуточными хозяевами Derogenes и Eubothrium, могут проникать в реки и передавать покоящиеся стадии паразитов малькам. Гораздо более значительная примесь пресноводных паразитов у взрослых гольцов зависит от того, что голец проводит в пресной воде (озера Новой Земли) большую часть года, тогда как период «нагула» в морских заливах ограничивается всего 3 месяцами. Поэтому приходится удивляться не наличию в паразитофауне некоторого числа (25%) пресноводных видов, но тому, что гольцы за свое краткое пребывание в море успевают приобрести столь большое количество (75%) морских паразитов.

Исследованный для контроля в реке Пинеге хариус (Thymallus), как и следовало ожидать от чисто пресноводной рыбы, является обладателем 15 чисто пресноводных паразитов. Кривая возрастной динамики его паразитофауны идет, равномерно поднимаясь; она не

состоит из двух резко разнящихся половин, одна из которых отвечает пресноводному «детскому» периоду жизни, другая — морскому взрослому. Очень хорошее подтверждение правилу 5 дает история паразитофауны угря. В течение своей 3-летней морской планктонной миграции личинки (Leptocephalus) угря совсем свободны от паразитов. Паразиты появляются лишь после метаморфоза и перехода молодых угрей к донному образу жизни в устьях рек. Интересно также, что у угря наблюдается известный диморфизм паразитофауны, совпадающий с полом животного. Самки угря продвигаются более или менее далеко вверх по рекам и поэтому приобретают чисто пресноводных паразитов. Самцы же остаются в приустьевых солоноватоводных ареалах и обнаруживают в своей паразитофауне известную примесь морских элементов.

Б. Влияние перелетов птиц на их паразитофауну, учитывая громадность пролетаемых пространств и резкость перемены хозяином окружающих условий, является очень сильным. Это влияние доказано целым рядом работ нашей школы, посвященных выяснению динамики паразитофауны перелетных птиц. Таковы работы Догеля и Каролинской (1936) над стрижем, Догеля и Навцевич (1936) над ласточкой, Дубининой (Горбуновой) над кваквой (1937), Дубинина над каравайкой (1938), Догеля и Яковлева (еще не опубликована) над зябликом, Догеля (не закончена) над мухоловкой, Маркова — над скворцом.

Исследуя птицу, начиная с первых дней прилета и вплоть до самого отлета, а также делая сравнительный анализ паразитофауны взрослой птицы и паразитофауны птенцов, которые еще не были ни разу на местах зимовки, мы получаем ряд ценных выводов относительно происхождения различных компонентов паразитофауны перелетных птиц. Опуская большое количество весьма интересных деталей, остановимся лишь на важнейших установленных закономерностях.

Правило 6. Паразитофауна перелетных птиц состоит из трех главных групп паразитов: 1) убиквисты, во всем своем цикле тесно связанные с птицей и сопровождающие ее в миграциях; 2) южные формы, заражение которыми происходит исключительно в местах зимовки; 3) северные формы, заражение которыми происходит исключительно на местах гнездования.

Правило 7. Значимость правила 6 относительна: в разных широтах паразиты последних двух групп могут менять свой характер и, например, из южных становиться убиквистами и т. п.

Убиквистами являются прежде всего эктопаразиты, живущие на самом теле птиц (не в гнезде). Таковы Mallophaga и Anolgina. Среди эндопаразитов убиквистов, повидимому, несравненно меньше, особенно у птиц, совершающих очень дальние перелеты. Так, для стрижа и ласточки с достаточной ясностью не может быть указано ни одного эндопаразита убиквиста.

Среди 32 эндопаразитов кваквы (Nyctiorax) Дубинина указывает одного убиквиста (Contracoecum microcephalum). Дубинин среди 33 эндопаразитов каравайки (Ibis) считает убиквистами двух: Patagifer bilobus и Hymenolepis microcephala. Соответственно с меньшим размахом странствий скворца и с еще одним обстоятельством, о котором речь впереди, эндофауна скворца гораздо богаче убиквистами. Прилетающие к нам с юга скворцы уже содержат большую часть своих эндопаразитов.

Напротив, зяблик и мухоловка не имеют убиквистов в своей эндофауне.

Среди южных форм, кроме видов, весь цикл которых протекает на зимовках и которые недоступны нашему изучению, можно наме-

тить две группы (А и В). Паразиты группы А умирают во время пребывания птицы на севере, паразиты группы В переживают срок пребывания птиц на севере и вновь уносятся ими на юг.

К группе А относится небольшое количество паразитов. У стрижа таковы личинки Agamonema, которые встречаются в стенках кишки лишь в течение первой половины лета, позднее же, очевидно, рассасываются; у ласточки представителей группы А не оказалось. У кваквы к ним относятся трематоды печени Opisthorchis longissimum и Echinorhynchus spiralis.

Для каравайки Дубинин признает за формы группы А—Tanaisia fedschenkoi почек, Dilepis urceus и Echinuria contorta, а быть может, и Renicola. Наконец, у мухоловки к таковым принадлежит скребень Centrorhynchus.

Из определения группы А явствует, что все данные паразиты встречаются у нас исключительно во взрослой птице и вымирают еще до конца лета. Южные паразиты группы В встречаются, постепенно уменьшаясь в числе с начала и вплоть до конца лета во взрослых перелетных птицах, а затем уносятся ими на юг, где протекает весь жизненный цикл этих паразитов.

У петергофских стрижей к этой категории относятся все сосальщики печени и желчного пузыря (Platynosomum clathratum, Lyperosomum olssoni, L. salebrosum), у петергофских ласточек—Diplotriaena obtusa, у астраханской кваквы— Porrcoecum reticulatum и Cysticercus sp., у каравайки тоже Cysticercus. У скворца и мухоловки форм группы В не оказалось.

Итак, мы получаем, устанавливая группу южных форм, два интересных вывода. Во-первых, целый ряд гельминтов, встречающихся в европейских перелетных птицах и раньше рассматривавшихся вместе со всеми прочими паразитами их, на самом деле представляет собой африканских или индийских аборигенов, лишь случайно заносимых птицами на север, на места гнездовья. Нарастающий постепенно список таких паразитов содержит в себе преимущественно печеночных, желчнопузырных, почечных полостных или мышечных паразитов (в общем 70%) и в гораздо меньшей пропорции состоит из кишечных видов (30%). Можно думать, что дольше задерживаются в теле птицы после весеннего перелета те южные формы, которым затруднен выход наружу; скорее всего хозяин освобождается от кишечных южных паразитов, которые выносятся с остатками пищи вон из тела. Таким образом, получается интересная параллель с теми процессами освобождения от морских паразитов, которые наблюдаются при анадромальных миграциях проходных рыб.

Для северных видов первоначально установлены две группы: С— паразиты, выпадающие из паразитофауны птицы еще до ее отлета на юг, и D — паразиты, которые уносятся птицами на юг, но там не размножаются и постепенно вымирают, так что птицы на следующий год возвращаются свободными от них. Дубинин (1938) на основании одного случая вводит еще одну группу Е паразитов, которые, будучи унесены птицами на зимовку, там не погибают, а снова приносятся на север птицами весной. Ясно, что эта группа обладает наибольшей продолжительностью жизни.

Группа С, повидимому, очень богато представлена в паразитофауне птиц. Так, сюда принадлежит, вероятно, большинство Strigeidae (Apharyngostrigea cornu, Strigea sp. у кваквы), хотя Дубинин и Дубинина многих Strigeidae относят к группе D. Среди трематод стрижа и ласточки к группе С несомненно принадлежит Phaneropsolus micrococcus, исчезающий из этих птиц еще задолго до их отлета, а также, повидимому, и Plaginorchis maculosus ласточки. Дубинин дает такую же оценку Plagiorchis uhlwormi из каравайки. Судя

по всему, большинство северных Cestodes птиц тоже относится к группе С (разные виды Anomotaenia стрижа и зяблика; Choanotaenia Ligula, Hymenolepis collaris каравайки). Наконец, эта группа обогащается длинным рядом паразитов гнезда (блохи, мухи, клопы, многие Gamasidae и др.).

Группа D имеет в качестве особенно показательных представителей трематод рода Prosthogonimus, живущих в фабрициевой сумке птенцов многих птиц. Они уносятся птенцами на юг, а облигаторное вымирание Prosthogonimus на местах зимовки следует из того, что фабрициева сумка, специфичное место пребывания паразитов, атрофируется у молодой птицы обычно еще на первом году ее жизни, т. е. до первого возвращения на север. Многие Cestodes кваквы и каравайки относятся к этой же группе (два вида Gryporhynchus), а также Tetracotyle ardeae и elinostomun complanatum и ряд нематод (Eustrongylides mergorum, Tetrameres fissispina, Capillaria sp. и др.).

Составленный нами список имеет двоякое значение: с одной стороны, он показывает, что выделение различных экологических групп паразитов перелетных птиц — дело вполне реальное и жизненное; с другой стороны, он говорит о настоятельной потребности накопления в данном направлении новых фактов. Это накопление наверное позволит найти в распределении паразитов на группы ряд закономерностей. Некоторые из этих закономерностей (например, характер сохраняющихся в птице южных форм) уже начинает раскрываться.

Намечается южный характер многих птичьих Acanthocephala, намечаются интересные частичные закономерности, касающиеся отдельных систематических групп паразитов. Так, например, можно сказать, что для заражения пухоедаеми птенцов птиц существует в общем такое правило: пухоеды тем скорее переходят с взрослой птицы на птенцов, чем быстрее рост птенцов и чем мельче размеры данного вида пухоедов.

Для иллюстрации второй половины этого правила Дубинин (1938) приводит следующую картину заселения птенцов разными видами пухоедов у каравайки.

	Colpocephalum	Menopon plegadis	Ibidoecus bisiguatus	Esthiopterum
Размеры паразитов в мм .	1—1,7×0,6—0,8	2,1×0,88	2,96×1	3,28×0,4
День перехода на птенцов	1-й	3-й	8-й	14-й
Длина маховых перьев, мм	—	11	41	92
Длина кроющих перьев спины, мм			37	50

Первая половина правила показывает, кроме того, сравнение сроков заражения пухоедами различных видов птиц. Так, у стрижа пухоеды поселяются на птенцах лишь через 2 недели после их вылупления, между тем у исследованной Марковым (1937) на Новой Земле Uria troile они появляются уже на двухдневных птенцах. У птенцов кваквы первые пухоеды обнаружены на 11-й день. Эти различия зависят именно от того, что оперение птенцов протекает быстро у Uria, тогда как у стрижа оно наступает позднее.

Особый отдел в главе о связи паразитофауны с миграциями птиц занимает вопрос о вертикальных миграциях. В высокогорных местностях некоторые оседлые птицы в разные периоды года изменяют свое вертикальное распределение, спускаясь на зиму в глубокие, более теплые долины. Интересно выяснить зависимость паразитофауны от этого изменения условий. Бауер (в печати) исследовал

для этой цели под Тбилиси двух птиц (Motacilla boarula и Emberiza cia), обладающих сезонными вертикальными миграциями. Работа велась как под самым Тбилиси, в долине, так и в Цихис-Джвари, на высоте около 2000 м.

В результате удалось показать, что среди паразитов этих птиц имеются прежде всего убиквисты, но заражение которыми происходит только в горах (в гнездовой период); таковы прежде всего Mallophaga и Analgina, а кроме того, и некоторые эндопаразиты (Filaria). Другие паразиты встречались только в горах — это паразиты гнезда и некоторые Cestodes (Anonchotaenia globata, Choanotaenia sp.). Форм, свойственных только долине, не оказалось, но заражение некоторыми паразитами (Plasmodium) совершается, повидимому, только в долине. Итак, зависимость паразитофауны от вертикальных миграций имеется, хотя и менее сильная, чем от настоящих перелетов. Попутно с этим исследование свыше 30 видов горных птиц показало, что в их паразитофауне совершенно отсутствовали Trematodes; факт, остающийся пока необъясненным.

Влияние миграций птиц на паразитофауну тесно сплетается с другими факторами, например, с влиянием пищи. Так, в отношении к кишечным паразитам можно установить три группировки перелетных птиц. Первая состоит из чисто насекомоядных птиц, притом ловящих добычу на лету (стрижи, ласточки, мухоловки). Глисты этих птиц увеличиваются в числе видов и особей с весны до июля (под Ленинградом); осенью наблюдается обратный процесс: большинство гельминтов утрачивается еще до отлета. Вторая группировка образуется такими птицами (скворец), которые питаются насекомыми и их личинками, а также другими беспозвоночными, добывая их преимущественно с земли. Кишечная гельминтофауна таких птиц удивительно монотонна: птицы как взрослые, так и птенцы содержат одни и те же виды червей в течение всего своего пребывания на севере. Наконец, третья группа состоит из птиц (зяблик и др.), постоянная вегетарианская диэта которых летом и особенно у птенцов разнообразится питанием насекомыми. У таких птиц кишечные гельминты, повидимому, отсутствуют в течение большей части года, кроме лета. Птенцы их приобретают летом кишечную гельминтофауну, которая исчезает ко времени их осенней миграции. Совокупность этих данных можно обозначить, как правило 7.

Основа этого правила лежит в том, что диэта скворцов, грачей и тому подобных птиц является особенно монотонной. Стрижи и ласточки ловят только взрослых, крылатых насекомых, большинство которых обладает сравнительно коротким периодом лёта. Поэтому характер добычи, служащей в качестве промежуточных хозяев для паразитов, в течение лета неоднократно меняется, кроме того, с прекращением лёта определенных насекомых прекращается и заражение хозяина известными гельминтами.

Скворцы, напротив, питаются такой пищей, как дождевые черви, слизни, личинки Lamellicornia и Elateridae в течение всего года — малое изменение характера пищи (а значит и промежуточных хозяев) приводит к постоянному возобновлению заражения одними и теми же паразитами.

Конечно, в дальнейшем удастся установить еще целый ряд группировок перелетных птиц с их особыми закономерностями инвазии гельминтами под влиянием характера биологии птиц.

IV. ВЛИЯНИЕ СПЯЧКИ ХОЗЯИНА НА ЕГО ПАРАЗИТОФАУНУ

Целый ряд животных, как известно, впадает в так называемую спячку (зимнюю или летнюю). Таковы медведи, суслики, летучие мыши и др. Срок этой спячки продолжается иногда до 9 месяцев.

Является естественный вопрос, как ведет себя паразитофауна этих видов во время спячки. Наблюдения проведены пока только над летучими мышами (Eptesicus и Plecotus), причем они дали совершенно неожиданные результаты (Гневшева, 1938). Можно было ожидать, что в конце спячки кишечная паразитофауна летучих мышей будет падать в числе индивидов и состоять только из вполне взрослых, зрелых гельминтов. Вместо этого совершенно пустой от пищи кишечник зимующих летучих мышей оказался содержащим целые сотни сосальщиков, принадлежащих к трем различным видам. Кроме того, сосальщики находились на самых различных стадиях роста, причем некоторые казались совсем молодыми. Между тем в течение всей зимы летучие мыши не принимают пищи, а потому и не могут подвергаться новым заражениям. Очевидно, находимые в них сосальщики попадают в них еще осенью, перед зимовкой, но спячка хозяина оказывает на их дальнейшее созревание тормозящее влияние: каждый паразит остается на той стадии роста и половой зрелости, на которой его захватило начало спячки хозяина.

Эктопаразиты ленинградских летучих мышей ведут себя несколько иначе, чем кишечные формы. На мышах встречается два вида клещей, один из них ведет себя подобно сосальщикам, встречаясь на зимующих мышах в самых различных стадиях (яйца, личинки, взрослые); другой (Spinturnix) представлен на зимующих мышах исключительно беременными самками. Таким образом, у Spinturnix жизненный цикл построен так, что ко времени спячки паразиты достигают определенной стадии и лишь на этой стадии их застает период покоя. Полученные по отношению к различным паразитам зимующих летучих мышей интересные результаты говорят о том, что над паразитофауной животных, обладающих спячкой, следует произвести дальнейшие исследования.

V. ВЛИЯНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ ГНЕЗДОВОГО ИНСТИНКТА НА ПАРАЗИТОФАУНУ ПТИЦ

Во всех случаях, когда имеются резкие отступления от нормального типа гнездования, можно ожидать изменений в динамике паразитофауны. Хороший пример этому дает кукушка (Догель, 1936). Вследствие отсутствия собственного гнезда и связи родителей с детьми в период гнездования специфичные пухоеды кукушек не могут переходить на птенцов, которые в первый год своей жизни остаются совершенно свободными от Mallophaga.

Очевидно, заражение пухоедами кукушек происходит лишь гораздо позже при контакте более молодых птиц с более старыми во время копуляции. Вероятно, в далеком прошлом, когда кукушка еще не утратила инстинкта гнездостроительства, переход пухоедов на птенцов совершался тем же способом, как и у прочих птиц, заражение же при копуляции носило лишь случайный подсобный характер. В настоящее время этот подсобный способ стал единственным, и первоначальный тип передачи исчез. Вероятно, интересные изменения динамики паразитофауны имеются у снежной совы с ее растянутым гнездовым периодом, у клестов с их чрезвычайно ранним гнездованием и т. д.

Коснемся теперь некоторых факторов эколого-зоогеографического характера, влияющих на изменения паразитофауны и затронутых в наших исследованиях.

VI. ВЛИЯНИЕ ПОЛОЖЕНИЯ РАЙОНА

В отношении влияния района, в котором производится паразитологическое исследование животного, в общем ареале распространения данного животного нами установлена следующая закономерность.

Правило 8. Паразитофауна одного и того же хозяина различна на крайних границах распространения хозяина и в пределах его оптимального распространения. У целого ряда рыб (Pelecus cultratus, Silurus glanis, Salmo trutta labrax) нами установлено, что у границ их распространения паразитофауна их становится беднее специфичными компонентами и приобретает более индиферентный характер.

В некоторых случаях, кроме того, наблюдается и общее уменьшение числа видов паразитов, встречающихся в хозяине у границ ареала распространения последнего.

Так, Rana temporaria на побережье Белого моря имеет всего 3 вида паразитических сосальщиков, тогда как в Петергофе — 7 видов.

Чрезвычайное обеднение паразитами обнаруживают и такие хозяева, которые в данном ареале являются крайне редкими или вымирающими. Одиночные экземпляры аральского лосося и ерша, подвергнутые нами исследованию, оказались совершенно свободными от паразитов, хотя в других местностях, где эти рыбы встречаются обычно, они заражены паразитами на 100%.

VII. ВЛИЯНИЕ ОГРАНИЧЕННОСТИ АРЕАЛА МЕСТООБИТАНИЯ

На основании исследований Быховской (1936) и Петрушевского и и Быховской по паразитофауне рыб из озер Карелии установлено правило девятое.

Правило 9. Паразитофауна рыб замкнутых небольших бассейнов имеет очень ограниченный и случайный состав. Вместо 12—15 видов паразитов в окунях, взятых из крупных озер, окуни из мелких лесных озерков имеют всего 1—2 вида паразитов, которые притом в каждом озерке могут быть различными.

VIII. ВЛИЯНИЕ НА ПАРАЗИТОФАУНУ ОДНОГО И ТОГО ЖЕ ХОЗЯИНА В ОДНОЙ И ТОЙ ЖЕ МЕСТНОСТИ «МИКРОАРЕАЛОВ» РАЗЛИЧНОГО ХАРАКТЕРА

Исследование этого вопроса во многих случаях помогает решить, имеем ли мы при работе в данной местности дело с общей для всей местности закономерностью в составе паразитофауны, или же с ее особенностью, касающейся лишь того микроареала, в котором производилась работа. Быховский (1932) затронул этот вопрос в в своей работе над трематодами амфибий из окрестностей Киева. Он мог установить для различных видов лягушек данной местности три микроареала, характеризуемых несколько разной встречаемостью Trematodes. Наиболее сухой из микроареалов был вместе с тем и наиболее беден трематодами, что указывает и на пути заражения этих амфибий сосальщиками.

IX. ВЛИЯНИЕ РЕЛИКТОВОГО ХАРАКТЕРА ХОЗЯИНА НА ЕГО ПАРАЗИТОФАУНУ

Этот интересный вопрос разработан лабораторией лучше всего на двух примерах—на паразитофауне каспийского тюленя (Щупаков, 1936) и трески из озера Могильного (Догель, 1936). Оба случая приводят к установлению десятого правила.

Правило 10. Реликты обнаруживают явственное обеднение паразитофауны по сравнению с нереликтовыми животными.

Указанное обеднение вызывается, с одной стороны, сильным изменением окружающих условий среды обитания (например, влияние опреснения водоема на эктопаразитов трески и тюленя — выпадают из паразитофауны все паразитические Copepoda и вши Echinophthirius), с другой стороны, исчезновением в данном ареале многих беспозвоночных, которые ранее служили промежуточными хозяевами

для паразитов исследуемого животного (когда оно еще не было реликтом). Кроме того, каспийский тюлень показал, что у него место исчезнувших паразитов занимают некоторые новые формы, которые, повидимому, ведут свое начало от птиц, питающихся рыбой. Cryptocotyle lingua, Pseudechinostomum, Eustrongylides — все это паразиты птиц, которые приспособились к жизни в кишечнике каспийского тюленя.

Начато исследование реликтового бычка Онежского озера Myxocephalus quadricornis и сравнение его паразитов с паразитами тех же бычков, но взятых из Белого моря и Финского залива, т. е. живущих в нереликтовых условиях. Фауна онежского M. quadricornis, как и следовало ожидать, оказалась очень бедной, состоящей всего из 5 видов паразитов.

X. ВЛИЯНИЕ АККЛИМАТИЗАЦИИ НА ПАРАЗИТОФАУНУ АККЛИМАТИЗИРУЕМОГО ЖИВОТНОГО И НА ПАРАЗИТОФАУНУ МЕСТНЫХ АБОРИГЕНОВ

Это влияние изучено нами пока лишь на опытах акклиматизации рыб, проводимых в Союзе. Влияние зависит прежде всего от двух обстоятельств. Во-первых, от того, имеются ли среди животных опытного района виды, близкие к акклиматизируемому животному; во-вторых, весьма большое значение имеет та стадия жизни животного, на которой с ним производится опыт акклиматизации. Если пересаживается в новый район взрослое животное, то оно несет с собой полный контингент своих обычных паразитов. Если же перебрасывается, например, икра рыб или яйца птиц, которые потом инкубируются на новом месте, то в районе акклиматизации получаются животные, совершенно свободные от своих обычных паразитов.

Переброска икры сига в уральские озера или икры корюшки в пруды, т. е. в обоих случаях в водоемы, свободные от родичей данных рыб, дает в результате (Богатова, 1936, для сига и Новикова, 1936, для корюшки) рыбу, вполне или почти вполне свободную от паразитов. Действительно, рыба утратила своих специфичных паразитов, а паразиты местной рыбы оказываются чуждыми для акклиматизированных видов. Сиг, пересаженный в озеро Тургояк, местная ихтиофауна которого состоит из налима, окуня и нескольких карповых рыб, оказался содержащим лишь три вида паразитов вместо тех 15—20 видов, которых он имеет у себя на родине.

Корюшка, воспитанная в прудах Валдайского района, совершенно не дала паразитов. Мало того, даже пересадка взрослой рыбы в водоемы, где нет ее близких родичей, приводит к сильному обеднению ее паразитами.

Таким образом, можно считать общераспространенным п р а в и л о 11: животные, акклиматизируемые в районах, где нет близко родственных им видов, испытывают сильное обеднение паразитофауны, особенно если они перебрасываются в свободной от паразитов фазе жизненного цикла.

Несколько иная картина получается при акклиматизации животных в районах, где имеются среди местной фауны их близкие родичи. Мы имеем два таких случая по отношению к рыбам: посадка сигов в озеро Севан и переброска взрослой севрюги в Аральское море. В озере Севан близкими родичами сига являются эндемичные там форели (S. ischan), а в Арале севрюга встретилась со своим родичем шипом (Acipenser nudiventris). Динник (1932) показал, что эндемичные для озера Севан скребни (Echinorhynchus cholodkowskyi) севанской форели заражают хотя в слабой степени и пересаженного в озеро северного сига (Coregonus lavaretus).

В случае с севрюгой (Лутта, 1938) произошло обратное: севрюга, которая на Каспии заражена крупным жаберным сосальщиком Nitz-

schia, передала этого паразита аральскому шипу, который до тех пор был совершенно свободен от Nitzschia. Заражение шипа носило массовый характер и привело к серьезной эпизоотии этой рыбы.

Таким образом, при второго рода пересадках, помимо обеднения паразитофауны акклиматизируемого животного, происходит обмен паразитами между пересаженным животным и его родичами на месте пересадки.

Последнее звено работ руководимых мной лабораторий составляет разработка зоогеографического распространения паразитов рыб в различных водоемах СССР. Эта работа, с одной стороны, имеет целью расширить наши фактические познания о всей паразитофауне рыб в различных водоемах, так как наша ихтиофауна изучена в отношении паразитов еще крайне слабо. Далее исследования паразитофауны рыб, производимые под известным углом зрения, вносят ценные данные в разрешение ранее нами разбиравшихся проблем. Наконец, сопоставляя характер хозяина, состав его паразитов и характер промежуточных хозяев этих паразитов, мы можем в некоторых случаях получить интересные сведения относительно происхождения самого хозяина.

Работы нашей школы в этом направлении дали монографические описания паразитофауны рыб в следующих бассейнах: Невская губа (Догель и Петрушевский, 1933), Кончезерская группа озер в Карелии (Быховская и Петрушевский), Онежское озеро (Петрушевский, в печати) река Чу (Быховская, Быховский, Маркевич), Аральское море (Догель и Быховский, 1934), Каспийское море (Догель и Быховский, 1938). Неполностью еще исследована паразитофауна Азовского моря (Быховский и Быховская, в печати; Волкова, работа еще не закончена) и Черного моря (Османов, работа в печати, Чулкова, работа в печати), а также Барабинских озер (Быховский, 1936).

Особенно существенное значение имеют исследования Аральского, Каспийского, Азовского и Черного морей. Окончание этих работ должно дать большой материал для решения столь важного и вызвавшего такие обширные дискуссии вопроса, как происхождение фауны Понто-арало-каспийского бассейна. Но уже сейчас в этом отношении удалось выяснить много интересных моментов. При сравнении этих водоемов прежде всего бросается в глаза обеднение паразитофауны рыб Арала по отношению к паразитофауне Каспия. В Арале наблюдается полное отсутствие Acanthocephala, очень малое количество ракообразных (всего 5 видов, тогда как на Каспии их 13), малое число Myxosporidia (11 видов, тогда как на Каспии их 18) и т. д. То же обеднение видно отчасти и при сравнении паразитофауны одинаковых видов рыб. Так, аральский шип (Acipenser nudiventris) содержит всего 5 неспецифических для осетровых видов паразитов, из которых один (Asymphilodora tincae) к тому же попал в шипа, повидимому, лишь случайно. Между тем каспийские представители рода Acipenser (шип, севрюга и осетр) имеют 21 вид паразитов, среди которых 12 специфичных. Аральский лещ заражен 21 видом паразитов, каспийский—34, аральская плотва имеет 15 видов паразитов, каспийская—27. Это показывает, что Арал подвергался более сильным колебаниям гидрологических условий, благодаря которым шип, например, потерял всю свою паразитофауну и лишь вторично приобрел некоторых неспецифичных паразитов.

В Каспии, пользуясь паразитологическими данными, удалось подтвердить мнение ихтиологов о наличии двух независимых стад осетровых рыб. Относительно паразитов рыб Каспия подробно разобран вопрос о происхождении их и установлен состав каспийской паразитофауны из нескольких групп видов (южные, юго-восточные, северные; морские и пресноводные). В бычках Каспия найдена типично

морская форма споровиков, Ceratomyxa caspia, доказывающая, что бассейн испытал в свое время несомненное осолонение.

Для паразитов рыб Черного моря особенно интересные результаты дало исследование паразитов осетровых и сельдевых. В Черном море осетровые рыбы, помимо паразитов, свойственных каспийским осетровым, обнаруживают обогащение некоторыми, очевидно, чисто морскими паразитами (Dichelestium sturionis, Deropristis hispida, Contracoecum clavatum, личинки Tetrarhynchus). Возникает очень интересный вопрос, должны ли мы считать отсутствие этих паразитов у каспийских Acipenseridae результатом обеднения паразитофауны Каспийского бассейна при его опреснении, или же паразитов каспийских осетровых надо считать аборигенами древнего Понто-арало-каспийского моря, тогда как черноморские морские виды перешли на севрюгу, белугу и осетра с немецкого осетра (Acipenser sturio), проникшего в Черное море из Средиземного. Многое говорит за правильность второй гипотезы.

Для сельдевых Черного моря констатировано не только обогащение паразитофауны морскими элементами (например, Cymothoidae, Clavellisa), но и некоторые этапы этого обогащения. Такую картину дают споровики сельдевых. В каспийских Caspialosa, а также у керченских Caspialosa pontica нами обнаружены весьма характерные миксоспоридии Mitraspora caspialosae. Близко родственный, быть может, идентичный вид M. caudata, известен из Alosa finta. Таким образом, этот паразит имеет у сельдей широкое распространение и, очевидно, с древних времен держится в сельдевых всего Понто-арало-каспийского бассейна, а также и за пределами последнего. Другим широко распространенным паразитом сельдевых является паразитирующая в их семенниках кокцидия Eimeria sardinae. Она найдена у разных видов сельдевых как в Атлантике, так и в Белом море и на Дальнем Востоке. В каспийских сельдях этот паразит отсутствует. В Черном море и в Керчи у целого ряда сельдевых (Caspialosa pontica, C. tanaica, C. maeotica, Clupeonella cultiventris) его тоже не оказалось. Однако у Engraulis encrassicholus нам удалось обнаружить E. sardinae. Эта находка говорит в пользу того, что Engraulis проник в Черное море сравнительно поздно, после соединения его с Средиземным, и принес сюда своих паразитов, которые еще не успели перейти на понто-каспийских сельдевых. Этот же сам по себе мелкий факт свидетельствует в пользу соединения Черного моря со Средиземным уже в ту эпоху, когда Черное вполне обособилось от Каспийского.

Мы ограничиваемся лишь приведенными примерами, которые достаточно ярко свидетельствуют о том, какой интерес приобретают даже фаунистические паразитологические исследования, если работа ведется с широким охватом экологических и исторических данных.

Ниже нами приводится список работ, сделанных в наших лабораториях за последние пять лет по рассматриваемым в данной статье вопросам.

ЛИТЕРАТУРА

1. Базикалова А., Сборник научно-промысловых работ на Мурмане. ЦНИРХ, 1932.—2. Бауер О., Паразитофауна некоторых птиц Закавказья, совершающих вертикальные миграции (в печати).—3. Богатова З., Уч. зап. ЛГУ, № 7, Сер. Биол., в. 3, 1936.—4. Боева Т., Труды Петергофского биологического института, № 10, 1933.—5. Быховская И., Уч. зап. ЛГУ, № 7, Сер. Биол., в. 3, 1936.—6. Быховская И., Труды Киргизской компл. экспедиции, III, 1936.—7. Быховский Б., Паразитофауна рыб Ахтаринских лиманов (в печати, в Паразит. Сб. АН).—8. Быховский Б., Трематоды амфибий окрестностей Киева.—9. Быховский Б., Паразит, Сб. ЗИН АН, VI, 1936.—10. Быховский Б., Труды Киргизской компл. экспед. 1936.—11. Гневшева Л., Влияние зимней спячки на паразитофауну летучих мышей (в печати в Зоологическом журнале).—12. Горбунова М., Уч. зап. ЛГУ,

№ 7, Сер. Биол., в. 3, 1936.—7. Догель В., Труды Лен. о-ва ест., XII, 3, 1933.—14. Догель В., Труды Петергофского биологического института, № 15, 1935.—15. Догель В., Уч. зап. ЛГУ, № 7, Сер. Б., 1936.—16. Догель В., Там же.—17. Догель В., Природа, 1936.—13. Догель В. и Быховский Б., Паразитол. Сб. ЗИН АН, IV, 1934.—19. Догель В. и Быховский Б., Паразитофауна рыб Каспийского моря (в печати в трудах Касп. филиала АН).—20. Догель В. и Гнездилов В., Труды ВИЭМ, 1935.—21. Догель и Каролинская Х., Уч. зап. ЛГУ, № 7, Сер. Биол., в. 3, 1936.—22. Догель и Марков Г., Труды Лен. о-ва ест., т. 66, 1937.—23. Догель и Навцевич Н., Уч. зап. ЛГУ, № 7, Сер. Биол., в. 3, 1936.—24. Догель и Петрушевский Ю., Труды Лен. о-ва ест., т. 62, 1933.—25. Догель и Петрушевский Ю., Сб. Экология и биоценология, 1935.—26. Дубинин В., Уч. зап. ЛГУ, № 7, Сер. Биол., в. 3, 1936.—27. Дубинин В., Труды Астрахан. зап., 1938.—28. Дубинина М., Зоол. журн., 1937.—29. Жинкин Л., Паразитол. Сб. ЗИН АН, II, 1931.—30. Иванов А., Уч. зап. ЛГУ, № 13, Сер. Биол., т. III, 1937.—31. Кнорре А., Уч. зап. ЛГУ, № 13, Сер. Биол., III, 1937.—32. Кнорре Л., Там же.—33. Лутта А., Изменение баланса запасных питательных материалов у эндопаразитических червей на разных стадиях их жизненного цикла (в печати).—34. Маркевич А., Труды Киргизской компл. экспедиции, III, 1936.—35. Марков Г., Труды Лен. о-ва ест., т. 66, 1937.—36. Марков Г. Опыты по выживанию кишечных гельминтов в искусственных средах (в печати).—37. Новикова К., Уч. зап. ЛГУ, № 7, Сер. Биол., в. 3, 1936.—38. Олигер, Динамика паразитофауны рябчика (In litteris).—39. Османов, Паразитофауна рыб Черного моря (в печати).—40. Петрушевский Ю., Труды Пед. ин-та им. Герцена, 1936.—41. Петрушевский Ю., Паразитофауна рыб Онежского озера (в печати в Трудах Бородинской станции).—42. Петрушевский и Быховская И., Труды Бородинской б. ст., 1935.—43. Победоносцев А., Сезонные и возрастные изменения паразитофауны домашнего воробья (In litteris).—44. Петрушевский и Быховская И., Труды Бородинской б. станции, 1935.—45. Столяров В., За рыбную инд. севера, 1933.—46. Столяров В., Труды Лен. о-ва ест., т. 65, 1936.—47. Чулкова В., Материалы по паразитологии рыб Черного моря (в печати).—48. Яковлев и Догель В., Динамика паразитофауны зяблика (In litteris).

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 5

БИОЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОД БОРЬБЫ С ВРЕДНЫМИ НАСЕКОМЫМИ И РЕЗУЛЬТАТЫ ЕГО ПРИМЕНЕНИЯ В СССР

(С ПРИЛОЖЕНИЕМ МАТЕРИАЛОВ О РАСАХ ТРИХОГРАММЫ)

Н. Ф. Мейер

Из лаборатории биометода ВИЗР

Под биологическим методом борьбы с вредными насекомыми понимается использование всех их естественных врагов: птиц и других позвоночных животных, насекомых и, наконец, бактерий и грибков. В предлагаемой статье я останавливаюсь исключительно на вопросе о применении хищных и паразитических насекомых, так как вопрос об использовании птиц и микроорганизмов разработан еще далеко не достаточно.

Биологический метод борьбы основан на том факте, что хищные и паразитические насекомые играют весьма важную роль в качестве одного из факторов, регулирующих размножение вредных насекомых. Эшерих указывает, что массовая вспышка сосновой ночницы (Panolis griseovariegata) продолжается в Германии 2—3 года, таковая же соснового шелкопряда (Dendrolimus pini)—2-4 года и вспышка шелкопряда — монашенки (Porthetria monacha)—5-7 лет. Такие колебания в продолжительности вспышек объясняются, по его мнению, неодинаковым количеством видов паразитических и хищных насекомых, развивающихся за счет упомянутых вредителей, а также их различной размножаемостью.

Захтлебен (Sachtleben) указывает на огромную роль паразитов в динамике популяции сосновой ночницы; так, в 1925 г. в Германии (Zossen) зараженность этого вредителя наездниками и тахинами была выше 80%, что привело к быстрой ликвидации его вспышки. Хазе (Hase) указывает, что в 1924 г. в окрестностях Берлина наблюдался массовый лет капустной совки, причем, несмотря на громадное число отложенных яиц, отродившихся гусениц было ничтожное количество. Это объясняется тем, что свыше 80% яиц оказались зараженными яйцеедом трихограммой (Trichogramma evanescens). Аналогичная картина наблюдалась нами в 1927 г. в окрестностях Армавира и в 1932 г. в станице Славянской (Краснодарский край), где почти 100% яйцевых кладок капустной и других огородных совок было заражено тем же яйцеедом. В 1933 г., отличавшемся на Северном Кавказе исключительно благоприятными условиями для массового размножения кукурузного мотылька, была отмечена чрезвычайно высокая степень заражения кладок мотылька трихограммой, доходившая к концу яйцекладки второго поколения почти до 100%, как это мы видим из рис. 1.

Бей-Биенко указывает, что в 1923 г. в западной части Алтая 70—90% гусениц и куколок непарного шелкопряда (Porthetria dispar) было заражено паразитическими двукрылыми. На такую же высокую зараженность гусениц непарного шелкопряда в 1928 г. в Крыму указывает Пятницкий.

В последнее время доказано, что роль паразитических насекомых не ограничивается только непосредственным истреблением вредителей, а заключается также: 1) в переносе патогенных микроорганизмов и в способствовании, таким образом, возникновению эпизоотий среди вредных насекомых, 2) в снижении половой продукции вредных насекомых, 3) в снижении количества пищи, потребляемой зараженными гусеницами по сравнению со здоровыми.

Что касается вопроса о переносе наездниками и тахинами возбудителей заболеваний гусениц, то Метальников указывает, что переносчиком эпизоотии у гусениц пчелиной моли (Galleria melonella) является наездник Dibrachys boucheanus. Burgess утверждает, что переносчиком заразных заболеваний ивового шелкопряда (Stilpnotia salicis) является тахина Compsilura concinnata. По мнению Paillot, флагеллоз передается гусеницам большой ленточной совки (Agrotis pronuba) при посредстве наездника Amblyteles armatorius.

Рукавишников утверждает, что во многих случаях зараженные тахиной Blaesoxipha особи перелетной саранчи продолжают жить по выходе из их тела личинок паразита. Такие особи обладают резко

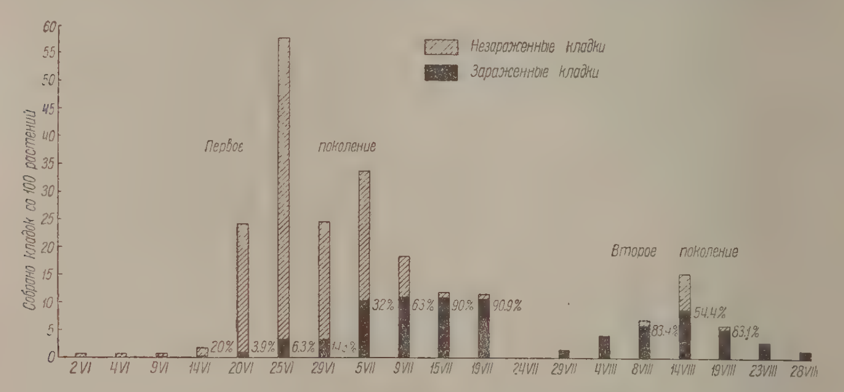


Рис. 1. Зараженность трихограммой яйцекладок кукурузного мотылька 2-го поколения (из работ Азово-Черноморской ЗОС 1934 г.)

пониженной плодовитостью. Никольский, а также и Олсуфьев указывают, что часто саранча после выхода из ее тела личинок мух выживает и оказывается способной спариваться и откладывать яйца. Половая продукция таких особей понижается, однако, в среднем на 14,2% по сравнению с нормальной (рис. 2).

Тоуэр (Tower) указывает, что гусеницы Leucania unipuncta, зараженные наездниками Apanteles militaris, едят в два раза меньше, чем здоровые. По данным лаборатории биометода ВИЗР, гусеницы озимой совки, зараженные наездником Banchus falcatorius съедают за свою жизнь в среднем в полтора раза меньше, чем здоровые гусеницы. Таким образом, полезная деятельность этого наездника увеличивается в том отношении, что он не только снижает количество гусениц совки, но и уменьшает вредоносность последних, так как зараженные им гусеницы потребляют меньшее количество пищи.

Хищные насекомые играют не меньшую роль в динамике вредных насекомых. Так, акклиматизация в ряде стран, в том числе и в СССР, хищных жуков Rodolia (Vedalia-Novius) cardinalis и Cryptolaemus montrouzieri привела к быстрому подавлению червецов, против которых они были ввезены. Хорошо известны опустошения среди колоний различных тлей, производимые нашими местными божьими коровками. В отношении вредителей леса мы знаем, какую

большую услугу оказал в Северной Америке ввезенный туда жук-красотел (Calosoma sycophanta).

Идея использования хищных и паразитических насекомых в качестве наших союзников в борьбе с вредными насекомыми далеко не нова. Так, еще в XII веке китайцы собирали хищных муравьев Oecophylla smaragdiana и переносили их в свои мандариновые рощи для уничтожения вредителей. В начале прошлого столетия Kirby и Spence обратили внимание на полезную деятельность некоторых хищных жуков из семейства Coccinellidae и предложили разводить их искусственным образом.

В 1840 г. Boisgiraud приступил к опытам по уничтожению различных вредителей при помощи хищных насекомых (Calosoma sycophanta, Staphylinus olens, Carabus auratus и др.). Опыты эти привлекли к себе внимание целого ряда энтомологов, в результате чего «Commissione tecnica della Societa d'incoraggemento d'arti et mestieri di Milano» выпустила в 1843 г. объявление о награждении золотой

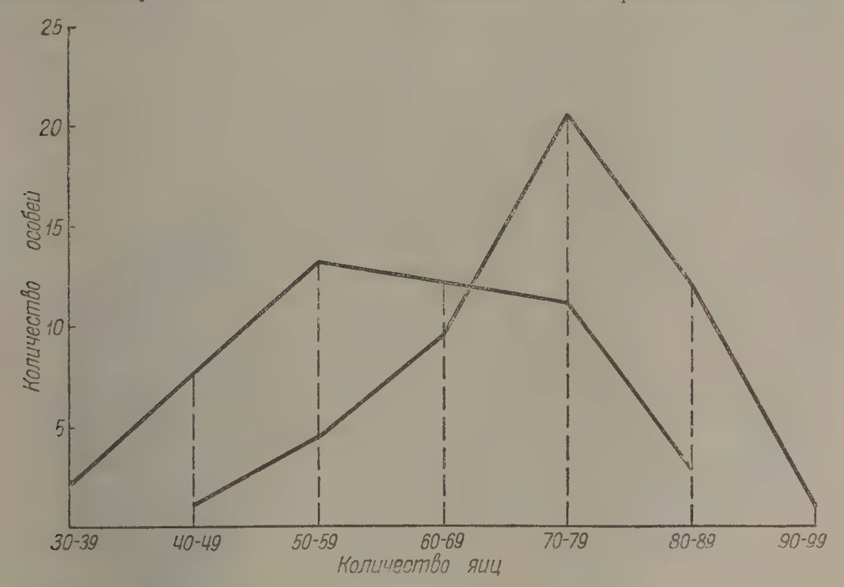


Рис. 2. Кривые половой продукции самок азиатской саранчи. Сплошная линия—количество яиц у выживших после выхода личинок мух, пунктирная — количество яиц у нормальных самок саранчи (по Олсуфьеву)

медалью лица, которое указало бы способ разведения хищных насекомых с целью уничтожения вредителей.

Интересно отметить, что, несмотря на то, что биологический метод привлекал с давних пор внимание европейских энтомологов, дело ограничивалось почти до самого последнего времени лишь постановкой первоначальных опытов, и всей разработкой этого вопроса мы обязаны главным образом американским энтомологам.

Применение биологического метода борьбы может итти в одном из следующих направлений:

1. Ввоз и акклиматизация иноземных хищных и паразитических насекомых.

2. Использование местных хищников и паразитов. Надо, однако, иметь в виду, что, прежде чем ввозить паразитов или хищников, необходимо детальное изучение целого ряда условий страны, из которой они вывозятся, а также и страны, в которую они должны быть ввезены, как-то: климат, фауна, ее состав и географическое

распространение, биология насекомого, за счет которого живет ввозимый паразит или хищник и т. д.

I. БИОЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОД БОРЬБЫ С КРОВЯНОЙ ТЛЕЙ

Применение биологического метода борьбы в Союзе началось с попытки колонизировать у нас наездника Aphelinus mali Hald. в целях борьбы с кровяной тлей, одним из серьезнейших вредителей яблони.

Как кровяная тля, так и ее паразит афелинус являются выходцами из Америки, причем характерным обстоятельством является то, что в Америке кровяная тля не является вредителем яблони, в то время как в Европе, куда она попала случайно в конце XVIII столетия, мы наблюдаем обратную картину. Такая разница во вредоносности кровяной тли объясняется главным образом деятельностью A. mali, являющегося серьезным регулятором размножения тли. Благодаря отсутствию такого регулятора в Европе кровяная тля размножилась здесь чрезвычайно сильно. У нас в Союзе кровяная тля была обнаружена впервые в 1862 г. в Никитском ботаническом саду, на Южном берегу Крыма. В настоящее время тля встречается на Украине, в Крыму, на Кавказе и в Средней Азии, занимая площадь садов приблизительно в 90 000 га. Северная граница распространения кровяной тли совпадает с январской изотермой — 2—4°. Осенью 1930 г. ВИЗР предпринял попытку ввоза и акклиматизации афелинуса в СССР. Материал был получен главным образом из Италии (рис. 3).



Рис. 3. Aphelinus mali—самка



Рис. 4. Шкурка тли, почерневшая после выхода афелинуса

Первый выпуск паразита был произведен весной 1931 г. в Крыму (Никитский ботанический сад, Партенит, Алушта) и частично на Северном Кавказе (Анапа и ст. Славянская). Уже в середине июля стало совершенно очевидным, что количество кровяной тли резко уменьшилось во всех точках выпуска афелинуса. Особенно быстро уничтожалась тля на молодых побегах, в первую очередь молодые колонии, расположенные в пазухах листьев. К концу месяца на месте большинства колоний оставались лишь черные шкурки тлей с летным отверстием паразита (рис. 4). Обследование садов Крыма весною 1932 г. показало, что афелинус отлично перезимовал в природных условиях. В 1932 г. ВИЗР повторил опыт по использованию афелинуса в крымских садах. На этот раз наездник был выпущен в степной части Крыма, причем к концу лета заражение тли в местах выпуска афелинуса достигало 80—100%. С 1933 г. работа по

расселению афелинуса в садах Крыма была передана Крымскому институту защиты растений; в настоящее время афелинус расселен по всей площади садов Крыма (около 9000 га).

Успех применения афелинуса в Крыму форсировал колонизацию наездника в других районах нашего Союза, зараженных кровяной тлей. В 1932 г. начаты были работы по расселению афелинуса по всему Кавказу и в средней Азии и в 1934 г. работы были перенесены на Украину, причем повсюду с одинаковым блестящим результатом. Так, Сердюков указывает, что из общей площади садов в Орджоникидзевском крае в 1771 га, зараженных кровяной тлей, афелинус заселил в 1936 г. 1701 га, причем кровяная тля сведена до такого минимума, что надобность в применении каких-либо других мероприятий против вредителя совершенно отпадает.

По данным того же автора, применение афелинуса в крае дает следующую экономию в год:

1. От прекращения химических мер борьбы с тлей 50845 р. 41 к.

2. От увеличения урожая в среднем на 30%—531300 р. (с площади в 1701 га).

3. Освобождается рабочая сила в количестве 53130 трудодней, что в колхозах имеет серьезное значение.

Как уже было указано выше, работы по колонизации афелинуса в Азербайджане были начаты в 1932 г. Районами, наиболее страдающими от кровяной тли, оказались Хачмасский (64% пораженных яблонь), Гильский (51,7%) и Кубинский (42,4%). Обследование, произведенное в 1934 г., т. е. через 2 года после первого выпуска афелинуса, показало, что количество яблонь, пораженных тлей, резко уменьшилось (табл. 1).

Таблица 1. Данные обследования по выявлению эффективности афелинуса в Азербайджане в 1934 г. (по Сидоровниной)

Район	Количество га	Осмотрено деревьев	Процент пораженных деревьев	Процент колоний кровяной тли, зараженных афелинусом
Кубинский	1752	21218	4,3	70,8
Гильский	724	16716	7,9	79,4
Хачмасский	245	4522	45,3	74,3

Пораженность яблонь кровяной тлей еще больше снизилась в 1935 г. Так, по Кубинскому району она снизилась до 3%, по Хачмасскому — до 16,2% и по Гильскому — до 3,2%.

Результат колонизации афелинуса в Грузии и Армении дал также весьма положительные результаты.

Таким образом, мы видим, что A. mali отлично акклиматизировался у нас в Союзе, причем во всех местах его колонизации кровяная тля потеряла хозяйственное значение.

Очень своеобразным является способ заражения тли афелинусом. Нападая на свою жертву, самка наездника поворачивается к ней задом, после чего вонзает в тело ее яйцеклад (рис. 5).

В тело тли откладывается наездником одно яйцо. Продолжительность развития афелинуса, а также и количество поколений зависят от внешних условий; у нас в Союзе наездник дает от 6 до 9 поколений в год, во Франции наблюдается 8—10, в Германии 7—8, в Швейцарии 6—7 и в Италии (Флоренция) 12 поколений. Продол-

жительность жизни взрослого наездника колеблется довольно сильно, в зависимости от температуры окружающей среды. Lundie указывает, что наибольшая продолжительность жизни афелинуса равняется 39 дням, по Sprengel—25 дням. Алексеев приводит цифру 20 дней. Наездник заметно избегает прямых солнечных лучей; этим можно объяснить тот факт, что в солнечные дни он охотнее заражает колонии тли, находящиеся в тенистой части дерева (табл. 2). Этим же можно объяснить и то, что на молодых саженцах, а также и на старых деревьях, но с открытой, рыхлой кроной заражение колоний тли афелинусом протекает значительно медленнее, чем на деревьях с густой кроной.

Таблица 2. Зараженность колоний кровяной тли в процентах, в различных частях дерева (по Алексееву)

№ дерева	Север	Юг	Восток	Запад	Характер кроны
1	64,4	37.0	50,8	50,3	Открытая
2	99,3	95,6	97,1	94,3	Тенистая
3	98,2	58,2	95,6	72,5	Открытая
4	99,0	94,0	100,0	96,0	Тенистая



Рис. 5. Aphelinus mali, заражающий кровяную тлю (по Маршалю)

Зимует афелинус на стадии взрослой личинки в теле кровяной тли. Зараженная тля прекращает выделение белого воскового налета, чернеет и вздувается (рис. 5). Начало зимней диапаузы паразита зависит от температуры окружающей среды; по Алексееву, стимулом для впадения афелинуса в диапаузу является падение температуры до +13°. Морозы не опасны для зимующих личинок афелинуса; последние выдерживают значительно более низкую температуру, чем кровяная тля; так, по нашим наблюдениям, афелинус благополучно перезимовал в Краснодарском крае, несмотря на морозы до—25°. Окукливание и вылет взрослого наездника происходят ранней весной следующего года. В теплую весну вылет бывает дружный, в холодную—более растянутый. Развитие перезимовавших личинок начинается, по нашим наблюдениям, при среднесуточной температуре в +7°. Одна из характерных особенностей афелинуса—это его способность к партеногенетическому размножению; от девственных самок получаются как самцы, так и самки, причем замечается резкое преобладание самок (табл. 3).

Таблица 3. Количественное соотношение самок и самцов у A. mali (по Романовой)

Поколение	Количество ♀	Количество ♂	Процент ♀	Процент ♂	Поколение	Количество ♀	Количество ♂	Процент ♀	Процент ♂
	Грозный					Орджоникидзе			
1	161	28	85,2	14,8	1	—	—	—	—
2	129	22	85,4	14,6	2	—	—	—	—
3	235	51	82,2	17,8	3	111	40	73,5	26,5
4	111	54	77,3	32,7	4	105	58	66,4	33,6
5	156	51	75,4	24,6	5	103	26	79,8	20,2
6	353	124	83,6	26,4	6	15	14	51,7	48,3
7	265	98	73,0	27,0	7	161	99	61,9	38,1
8	84	27	75,7	24,3	8	550	280	72,6	27,4
	1494	455	76,7	23,3		1045	517	66,9	33,1

II. БИОЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОД БОРЬБЫ С ЧЕРВЕЦАМИ

Несколько лет назад Icerya purchasi была случайно завезена с растениями в окрестности Сухуми и к 1932 г. успела размножиться



Рис. 6. Rodolia cardinalis, пожирающий ицерию

так сильно, что начала представлять серьезную угрозу мандариновым садам. Ввиду того, что ни химический, ни другие методы борьбы с вредителями не оказали должного эффекта, было решено прибегнуть, по примеру других стран, к биологическому методу.

В этих целях ВИЗР был ввезен в 1931 г. из Каира хищный жук (божья коровка) Rodolia (Vedalia, Novius) cardinalis Muls (рис. 6).

Жук был размножен в ленинградских оранжереях и весной 1932 г. отправлен в Сухуми, где к этому времени был построен специальный инсектарий для массового разведения хищного жука. С начала июля был начат выпуск жука во все пункты местонахождения ицерии. Результаты стали заметно сказываться, начиная уже с середины того же месяца. К началу августа был подавлен в значительной степени ряд очагов ицерии, а к началу сентября во всех пунктах выпуска жука ицерия оказалась или уничтоженной полностью, или же встречалась в виде большой редкости. Обследования, производимые каждой весной, начиная с 1933 г., показали, что жук отлично перезимовывает в условиях Абхазии. Надо иметь в виду, однако, что наличие родолии не исключает возможности дальнейшего рас-

пространения ицерии во влажных субтропиках. Из этого следует, что время от времени могут быть обнаруживаемы новые очаги этого вредителя, как это мы действительно и наблюдаем во Франции. Это, однако, не должно вызывать тревоги, так как новые очаги могут быть быстро ликвидированы при условии своевременной переброски туда хищного жука. Интересно отметить, что сохранению ицерии как вида способствует один вид муравьев, питающихся сладкими выделениями червеца. Эти муравьи окружают колонии ицерии особыми камерами, построенными из мелко размельченных частичек земли. В таких „домиках“ ицерия чувствует себя прекрасно и полностью застрахована от нападения родолии.

Одновременно с работами по применению жука в производстве были начаты работы по выяснению плодовитости R. cardinalis и сроков его развития. Плодовитость родолии оказалась довольно значительной: одна самка откладывает в среднем до 300 яиц. Как правило, жук успевает дать в Сухуми 5 поколений за лето, причем продолжительность отдельных генераций находится в строгой зависимости от температуры окружающей среды (рис. 7).

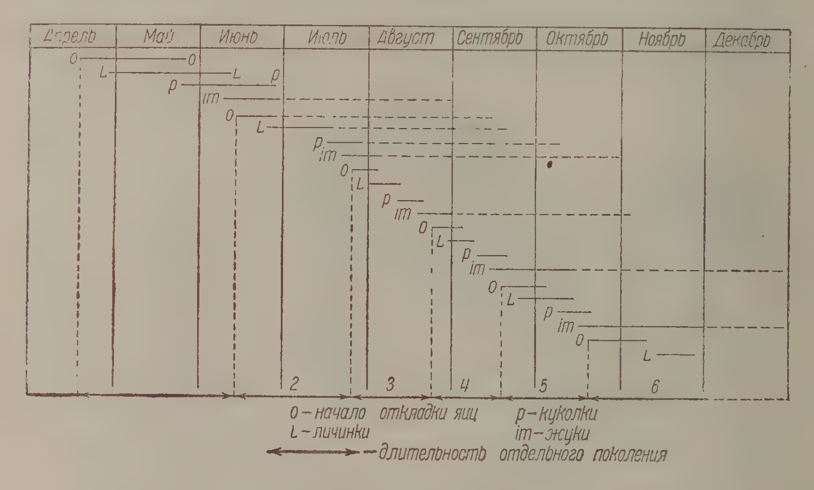


Рис. 7. Число поколений Rodolia cardinalis в Сухуми

Необходимо отметить указания Балаховского и некоторых других авторов, что колонии ицерии на испанском дроке (Spartium junceum) не уничтожаются родолией. По мнению Балаховского, это объясняется отвращением жука к сильному запаху, характерному для дрока. Savastano утверждает, что родолия откладывает свои яйца в места, защищенные от прямых солнечных лучей, маленькие же листья дрока не дают такой защиты. С этим мнением мы не можем согласиться: родолия откладывает свои яйца на овисак ицерии, как показали наши наблюдения, совершенно независимо от того, падают ли на колонии червеца прямые солнечные лучи, или нет. Poutier удалял ицерию с дрока, после чего предлагал ее родолии, но, по его словам, последний отказался от нее. Автор полагает, что происходит пропитывание тела ицерии алкалоидами, содержащимися в дроке, причем жировое тело червеца аккумулирует алкалоидные вещества, получаемые с пищей. С этим предположением также трудно согласиться: вылупившаяся личинка хищника вгрызается в овисак и питается яйцами червеца; таким образом, роль жирового тела как аккумулятора алкалоидов отпадает. По нашим наблюдениям, проводимым в Сухуми, родолия вовсе не отказывается от

ицерии на дроке. Разница только в том, что развитие личинок родолии, питающихся ицерией на дроке, протекает медленнее, чем у личинок, питающихся на других растениях. К этому выводу приходит и Bodenheimer на основании наблюдений, проведенных им в Палестине.

Pseudococcus gahani, впервые завезенный в 1931 г. в наш Союз (окрестности Сухуми) с посадочным материалом из Америки, оказался у нас уже через 3 года одним из главнейших вредителей цитрусовых.

В целях борьбы с этим вредителем был выписан ВИЗР, по примеру ряда других стран, австралийский хищный жук Cryptolaemus montrouzieri Muls (рис. 8).

Хищник был выписан из Каира осенью 1933 г. Зимой 1933/34 г. жуки развивались в ленинградских оранжереях института, причем главное внимание было обращено на разработку и удешевление процессов массового разведения хищника. Осенью 1933 г. и летом 1934 г. из Ленинграда было отправлено несколько посылок с криптолемусом в Сухуми, Субтропической карантинной лаборатории. Эффект от применения криптолемуса проявился очень быстро: деревья, на кото-

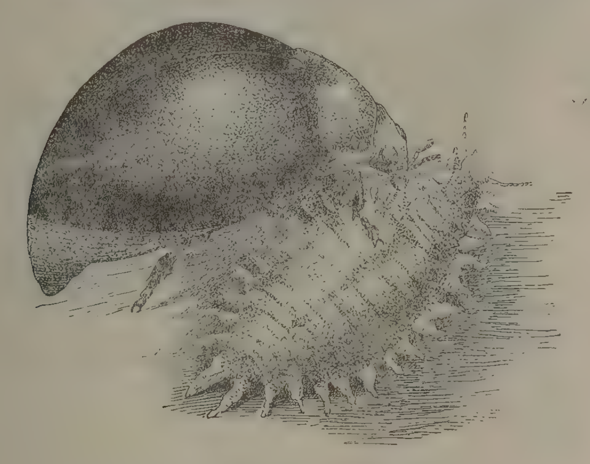


Рис. 8. Cryptolaemus montrouzieri

рые был выпущен жук, оказались полностью очищенными от вредителя через 20—30 дней. Таким образом, стала вполне очевидной целесообразность применения Cr. montrouzieri в наших субтропиках. Результаты произведенных в 1935 г. широких производственных опытов по использованию криптолемуса оказались также чрезвычайно убедительными. Так, в саду Сухумского горсадоводства к 20.VII (до выпуска хищника) количество мандариновых деревьев, не зараженных червецом, не превышало 7%, после выпуска жука их стало к 20.VIII до 20%, а к 20.X—55% (рис. 9).

Сильно зараженных деревьев до выпуска криптолемуса было 23%, к 20.VIII всего лишь 3%, а 20.X в саду не оказалось ни одного сильно зараженного червецом дерева. Что касается зараженности червецом плодов, то, как это видно из табл. 4, она резко снижается к концу лета в тех садах, где был выпущен криптолемус.

Помимо работ по применению криптолемуса против мучнистых червецов, были поставлены также опыты по использованию хищного жука против щитовок рода Pulvinaria, вредящих как мандаринам (P. aurantii), так и чайным плантациям (P. floccifera).

P. aurantii является одним из сильнейших вредителей цитрусовых; покрывая густыми колониями мандариновые деревья, эта щи-

In 1938 cf. XXVII, 454.

товка сильно загрязняет всю листву, уродует плоды и резко задерживает рост самого дерева. Особенно сильно заражены мандарины около Гудаут, а также в Сухуми и его окрестностях. Опыты, по-



Рис. 9. Личинки криптолемуса на мандаринах (по Степанову из Мейера)

ставленные в 1936 г., показали, что криптолемус в состоянии уничтожить до 98,8% щитовки при условии своевременного выпуска жука в места массового отрождения вредителя.

Таблица 4

Дата учета	Чистые плоды в %	Зараженные плоды в %		
		1-я степень	2-я степень	3-я степень
14.VIII.1936	33,4	52	12	2,6
3.VIII.1936	86,4	12	1,6	—
20.VIII.1936	99,0	1	—	—
20. IX.1936	97,0	3	—	—

По данным 1936 г. в окрестностях Сухуми Cryptolaemus montrouzieri дает за лето всего 3 поколения. Продолжительность развития отдельных генераций видна из табл. 5.

По литературным данным, жук не переносит температуры ниже нуля; наблюдения, проведенные у нас в Союзе, показали, однако, что криптолемус благополучно перезимовал на свободе в Гаграх, Новом Афоне и окрестностях Сухуми, несмотря на то, что температура была ниже нуля. Так, в 1935 г. в Сухуми температура падала до—1,7°, в 1936 г. в Сухуми до—7,7°, в Гаграх до—2,7°. Это обстоятельство не исключает, однако, необходимости разведения жука в инсектариях в течение зимних месяцев, так как жук может погибнуть при наступлении более суровых зим.

Таблица 5

Поколение	Сроки развития	Продолжительность развития в днях	Средняя температура за период развития
I	15.V — 7.VII	53	20,1°
II	23.VII—23.VIII	31	26,0°
III	5.IX —30.X	55	18,2°

III. ПРИМЕНЕНИЕ ТРИХОГРАММЫ (TRICHOGRAMMA EVANESCENS WESTW.) В БОРЬБЕ С ВРЕДНЫМИ НАСЕКОМЫМИ

Паразитические насекомые могут быть с точки зрения их хозяйственного значения разбиты на три группы: паразиты яиц (яйцееды), паразиты личинок и, наконец, паразиты взрослых насекомых. Совершенно ясно, что яйцееды должны иметь наибольшее хозяйственное значение в качестве паразитов, уничтожающих вредных насекомых еще на стадии яйца. К числу яйцеедов, притом еще и очень многоядных, относится Trichogramma evanescens Westw. (рис. 10).



Рис. 10. Trichogramma evanescens. Самка

Плодовитость трихограммы относительно небольшая—в среднем одна самка способна отложить до 40 яиц, причем максимальное число отложенных яиц падает на первый день ее жизни. По нашим данным, число яиц, которое способна отложить одна самка, зависит как от температуры, так (табл. 6) и относительной влажности воздуха. При температуре ниже 10° яйцекладка, как правило, не происходит. Так, по Афанасьевой, из 127 самок, воспитываемых при температуре 10,9°, только 6 (4,6%) отложили яйца.

Таблица 6. Влияние температуры и влажности на азово-черноморскую расу трихограммы (по Щепетильниковой)

Температура	Относительная влажность в %	Среднее количество яиц, отложенных одной самкой	Процент отродившихся наездников
22,3°	40—45	7,7	42,8
22,3°	60—65	16,9	87,5
22,3°	75—80	17,3	94,1
22,3°	90—95	17,6	92,4
25,0°	40—45	4,2	90,4
25,0°	60—65	15,6	85,8
25,0°	75—80	24,1	97,0
25,0°	90—95	18,4	97,3
28,3°	40—45	5,6	35,7
28,3°	60—65	14,1	95,7
28,3°	75—80	17,4	95,9
28,3°	90—95	9,7	81,4

По Щепетильниковой при константной температуре в 35° яйцекладка прекращается у азово-черноморской расы трихограммы. Относительно ничтожная плодовитость трихограммы компенсируется тем, что самка укалывает яйцекладом значительно большее количество яиц хозяина, чем она может заразить, причем такие уколотые яйца погибают. Количество яиц, откладываемых наездником в яйцо хозяина, зависит от величины последнего: так, в яйцо зерновой моли откладывается лишь 1 яйцо, в яйцо кукурузного мотылька 1—2, в яйцо озимой совки до 4, в яйцо сиреневого бражника 36—40 и т. д. Зараженные яйца хозяина вскоре начинают темнеть и становятся сперва серыми, а затем синевато-черными или черными. Такое потемнение яиц не стоит, однако, в связи с заражением их паразитом, так как уколотые, но не зараженные яйца приобретают такой же темный цвет. Продолжительность развития трихограммы находится в прямой зависимости от температуры окружающей среды (табл. 7).

Таблица 7. Продолжительность развития азово-черноморской расы трихограммы (по Щепетильниковой)

Температура	Относительная влажность в %	Продолжительность развития в сутках
10°	75—80	—
16°	75—80	25—29
18°	75—80	20—22
20°	75—80	14—17
25°	75—80	10—13
30°	75—80	7,9
32°	75—80	7,8
35°	—	—

Средняя продолжительность жизни взрослого паразита равняется 13 дням при условии подкармливания его; голодающие особи погибают в среднем на 2—3-й день. Tr. evanescens является чрезвычайно многоядным паразитом, причем эта многоядность сильно облегчает задачу его массового разведения, позволяя применять для этой цели яйца таких насекомых, которые в естественных условиях им не заражаются. Методику и технику как массового разведения три-

хограммы, так и ее применения в практических целях довольно детально разработал американец Фландерс в 1926 г. Фландерс разводит трихограмму на яйцах зерновой моли (Sitotroga cerealella Ol.), которую можно получать в лаборатории в громадных количествах в любое время года. Лаборатория биометода ВИЗР пыталась долгое время, исходя из того соображения, что зерновая моль является серьезным амбарным вредителем, подыскать какое-либо другое насекомое, могущее стать подходящим хозяином при масссовом разведении трихограммы. Наш выбор остановился на пчелиной моли (Galleria melonella), тутовом шелкопряде (Bombyx mori), мельничной огневке (Ephestia kühniella) и южной амбарной огневке (Plodia interpunctella). Все поставленные нами в этом направлении опыты закончились, однако, неудачей, что объясняется следующими причинами: оболочка яиц тутового шелкопряда столь плотна, что трихограмма, как правило, не в силах ее проколоть своим яйцекладом, и, таким образом, заражение не имеет места; зараженные яйца пчелиной моли чрезвычайно легко ссыхаются и погибают задолго еще до вылета взрослого наездника. Интересно отметить, что такое ссыхание происходит и в условиях высокой относительной влажности (75—90%). Мельничная огневка не пригодна по двум причинам: 1) чрезвычайно трудно поддерживать непрерывную культуру этой бабочки, 2) мельничная огневка является также вредным насекомым, хотя и не столь опасным, как зерновая моль.

Разведение Plodia не может нас удовлетворить в силу уже того обстоятельства, что отродившиеся из почему-либо не зараженных трихограммой яиц гусенички так оплетают все своей паутиной, что отрождающиеся яйцееды массами запутываются в ней и погибают. Таким образом, нам пришлось последовать примеру американцев и остановиться на зерновой моли как на единственном приемлемом для наших целей в настоящее время хозяине трихограммы.

1. Применение трихограммы против яблонной плодожорки

В 1933 г. лаборатория биологического метода ВИЗР приступила к постановке опытов по применению трихограммы против яблонной плодожорки по способу Фландерса с той только разницей, что выяснение эффективности мероприятия производилось не подсчетом процента зараженных яиц плодожорки, а учетом снижения червивости яблок на опытных участках по сравнению с контролем. Количество трихограммы, выпускаемой на одно дерево, колебалось между 500 и 1500 особей.

Работа велась летом 1933 г. в Лужском районе Ленинградской области, причем результаты оказались столь очевидными, что было решено продолжать опыты и в следующем году в более широких масштабах. В 1934 г. помимо повторения опытов в Лужском районе была проведена работа также в станице Славянской Краснодарского края, где, хотя плодожорка имеет и полных два поколения, выпуск трихограммы решено было проводить только против второго поколения. Целью работы в Славянской являлось уточнение выпуска различных норм трихограммы при различных сроках выпуска. Результаты показаны в табл. 8 и 9.

Как видно из табл. 9, единственно эффективной является норма выпуска 1500 особей трихограммы на одно дерево, другие нормы не дали достоверных результатов. Таким образом, норма выпуска в 1500 особей трихограммы на одно дерево является нижним порогом эффективной деятельности паразита в южных районах СССР.

Таблица 8. Опыты по применению трихограммы в станице Славянской в 1934 г.

Норма выпуска паразита на дерево	Название сортов яблонь					
	Королевский кальвиль	Зимний золотой пармен	Красный шафран	Кандиль синап	Бельфлер	Ренет «Ольга Николаевна»
1500	15% червивых яблок	13,9% червивых яблок	25,6% червивых яблок	Выпуска не было	39,0% червивых яблок	38,9% червивых яблок
1000	23,1% червивых яблок	14,2% червивых яблок	35% червивых яблок	~~34%~~ червивых яблок	37,4% червивых яблок	59% червивых яблок
500	38,9% червивых яблок	18,1% червивых яблок	51,2% червивых яблок	Выпуска не было		
Контроль	36,6% червивых яблок	30,6% червивых яблок	61,6% червивых яблок	51% червивых яблок	47% червивых яблок	64,3% червивых яблок

Таблица 9. Повреждение плодовых деревьев первым и вторым поколениями плодожорки при различных нормах выпуска трихограммы (по Афанасьевой)

Норма выпуска трихограммы на одно дерево	Средний % повреждения плодов 1—2 поколением плодожорки	Оценка достоверности Мк—Мt
1500	$40{,}65 \mp 3{,}2$	$4{,}8 > 3$
1000	$42{,}95 \mp 3{,}9$	$1{,}5 < 3$
500	$41{,}75 \mp 2{,}8$	$2{,}2 < 3$
Контроль	$50{,}45 \mp 2{,}6$	

XXVI. 356. (XXVII, 305)

В 1935 г. наши работы шли в основном по пути испытания деятельности трихограммы в новых районах, как-то: Крым, Азербайджан и Молдавия. Как видно из табл. 10, выпуск 2000 особей трихограммы на дерево является достаточным, и повышение нормы выпуска не влияет на снижение вредоносности плодожорки.

Как видно из табл. 10, закономерности в снижении вредоносности плодожорки, в зависимости от нормы выпуска паразита, не наблюдается. Недостоверность результатов опытов по сорту Сары синап Щепстильникова объясняет своеобразной формовкой кроны этого сорта, при которой возможен сильный нагрев прямыми солнечными лучами как яиц плодожорки, так и яиц зерновой моли, зараженных трихограммой, причем в результате наступает гибель как тех, так и других.

Работы ВИЗР в Молдавии также ясно показали эффективность применения трихограммы против яблонной плодожорки. (табл. 11). Закономерность в снижении червивости плодов, в зависимости от нормы выпуска, особенно хорошо заметна на сорте белый зимний кальвиль.

Таблица 10. Эффективность применения трихограммы против плодожорки в Крыму (по Щепетильниковой)

Сорт	Норма выпуска	Количество деревьев	Биометрическая средняя повреждения	Биометрический % снижения вредности	Оценка достоверности
Розмарин	Контроль	9	46,9 ∓3,9	—	—
»	2000	15	22,1 ∓1,57	52,9 ∓2,41	5,9 > 3
»	4000	14	23,85 ∓1,98	49,1 ∓2,81	5,3 > 3
»	2000 + 2000	14	29,55 ∓2,9	49,8 ∓3,8	4,9 > 3
»	1500 + 1500 + 1500	15	31,45 — 2,2	32,9 ∓3,4	3,4 > 3
»	Весь участок с трихограммой	58	24.85 ∓1,18	47 ∓2,37	5,3 > 3
Бумажный ренет	Контроль	15	50,95 ∓3,7	—	—
То же	2000	15	26,75 ∓1,25	47,4 ∓2,42	6,2 > 3
»	4000	12	36.55 ∓3,2	28,2 ∓4,15	2,73 < 3
»	2000 + 2000	14	32,8 ∓3,2	35,6 ∓3,2	3,8 > 3
»	1500 + 1500 + 1500	14	28,5 ∓3,4	44 ∓3,98	4,5 > 3
Сары-синап	Весь участок с трихограммой	55	30,9 ∓1,6	39,3 ∓2,74	5 > 3
»	Контроль	20	27,45 ∓2,4	—	—
»	2000	14	18,75 ∓1,3	31,7 + 2,09	4,2 > 3
»	4000	16	19,1 ∓4	30,4 ∓1,95	3,2 > 3
»	2000 + 2000	15	10,9 ∓1,6	27,5 ∓2,35	2,6 < 3
	1500 + 1500 + 1500	15	21,5 ∓2,3	21,7 ∓2,93	1,8 < 3
	Весь участок с трихограммой	60	20,3 ∓0,85	26,4 ∓1,96	2,8 < 3

Таблица 11. Эффективность применения трихограммы против яблонной плодожорки в Молдавской АССР в 1935 г. (по Афанасьевой)

Название сорта	Норма выпуска	Количество деревьев	Средний % поврежденности плодов плодожоркой	Оценка достоверности	% снижения вредоносности плодожорки по сравнению с контролем
Зимний золотой пармен	Контроль	10	27,95 ∓2,85	—	—
	2000	10	12,45 ∓1,1	5,0 > 3	55,8 ∓1,69
	4000	10	10,45 ∓1,35	5,5 > 3	60,8 ∓1,7
	Весь трихограм. участок . . .	20	11,85 ∓9,8	5,7 > 3	57,5 ∓1,34
Призовой Вагнера	Контроль	10	35,95 ∓2,3	—	—
	2000	10	18,95 ∓1,96	6,9 > 3	47,5 ∓2,29
	4000	10	18,45 ∓1,6	6,3 > 3	48,6 ∓1,61
	Весь трихограм. участок . . .	20	18,75 ∓0,8	7,1 > 3	47,8 ∓1,05
Белый зимний кальвиль	Контроль	5	41,45 ∓1,23	—	—
	2000	5	26,45 ∓2,0	5,6 > 3	36,1 ∓2,14
	4000	10	17,45 ∓1,81	10 > 3	57,8 ∓1,82
	Весь трихограм. участок . . .	15	21,65 ∓1,8	9,0 > 3	47,7 ∓1,8

Таким образом, мы видим, что применение трихограммы против яблонной плодожорки дает определенный положительный эффект при выпуске не меньше 2000 особей на дерево.

2. Применение трихограммы против кукурузного мотылька (Pyrausta nubilalis Hb.) на кукурузе

Работы по применению трихограммы против кукурузного мотылька были начаты ВИЗР в 1935 г. Опыты были поставлены одно-

временно в Молдавской АССР, Днепропетровской области, станице Славянской (Краснодарский край) и Орджоникидзевском крае (Кабардино-Балкарский пункт). Эффективность мероприятия выразилась в снижении как процента поврежденных растений кукурузы, так и интенсивности повреждения по сравнению с контролем. Так, в Славянской число повреждений на стебле составляло 54—81%, на початках 63—78% от контроля. На участке с ранним сроком посева применение трихограммы увеличило урожай на 7—11% и снизило потери на 18—42% по сравнению с контролем; на участке с поздним сроком посева урожай увеличился на 10—17%, а потери снизились на 15—27% по отношению к контролю. На Кабардино-Балкарском пункте зараженность яиц кукурузного мотылька трихограммой равнялась в среднем 44%, в то время как на контроле она не превышала 6%. В настоящее время работы по применению трихограммы против кукурузного мотылька применяются с одинаковым успехом рядом сельскохозяйственных опытных станций.

3. Применение трихограммы против озимой совки (Agrotis segetum Schiff)

Первые опыты по применению трихограммы против озимой совки были проведены в 1935 г. в Днепропетровской области сотрудницей ВИЗР В. Ф. Лапиной. Результаты выпуска трихограммы выразились в резком снижении количества гусениц озимой совки: на опытных участках количество гусениц оказалось в 2 раза меньше, чем на контрольных. Начиная с 1936 г. опыты по применению трихограммы против озимой совки становятся значительно шире, были созданы специальные лаборатории в Харьковской, Курской, Донецкой, Киевской, Черниговской, Днепропетровской, Воронежской, Винницкой и других областях, причем повсюду применение трихограммы против озимой совки дало значительный эффект. Так, зараженность яиц совки в различных пунктах колебалась на опытных участках от 35 до 91%, в зависимости от своевременности и способа выпуска трихограммы, в то время как на контрольных участках зараженность яиц совки трихограммой нигде не превышала 23%. Что касается плотности гусениц, то таковая была снижена на опытных участках Харьковской опытной станции на 30—70% по сравнению с контролем. На участках Белогородской лаборатории плотность гусениц была снижена на 67,3—86,8% по сравнению с контролем. На участках Уманьской лаборатории плотность гусениц на опытных участках была снижена в 2 раза по сравнению с плотностью таковых на контрольных участках и т. д. Опыты, проделанные рядом лабораторий в 1937 г., дали аналогичные результаты, в силу чего в настоящее время биологический метод борьбы с озимой совкой передан в широкое производство.

4. Применение трихограммы против лугового мотылька (Loxostege sticticalis L.)

Опыты по применению трихограммы против лугового мотылька были впервые проведены в 1936 г. Буденновским опорным пунктом ВИЗР. Работа велась на площади в 50 га. Анализ, произведенный на 6-й день после выпуска трихограммы, показал, что на опытном участке 45,8% яиц мотылька оказались зараженными яйцеедом, в то время как на контрольном участке зараженными оказались только 4,5%. Провести сравнение плотности гусениц на опытном и контрольном участках не удалось в силу того, что произошла массовая гибель гусениц от грибных заболеваний. В 1937 г. опыты по

применению трихограммы против лугового мотылька были поставлены Славянским филиалом ВИЗР на площади в 455 га. Эффективность мероприятия выявилась чрезвычайно резко; так, зараженность яиц мотылька трихограммой колебалась между 79 и 93%. Что касается количества гусениц на опытных и контрольных участках, то, в то время как на первых плотность гусениц колебалась между 0,2 и 0,6 (в среднем 0,4) на 1 $м^2$, на контрольных — между 0,5 и 25 (в среднем 13) на 1 $м^2$.

5. Применение трихограммы против хлопковой совки (Heliothis obsoleta F.)

Первые опыты по применению трихограммы против хлопковой совки у нас в Союзе были поставлены по инициативе и под руководством лаборатории биометода ВИЗР в 1935 г. Работа проводилась Азербайджанским хлопковым трестом, причем выяснилось, что к осени процент зараженных яиц совки доходил до 80—90. Это обстоятельство побудило повторить опыт в 1936 г. в значительно, однако, больших масштабах. Опыты были поставлены лабораторией биометода Азербайджанского хлопкового треста на площади в 1000 га, Славянским филиалом ВИЗР на площади в 760 га, лабораторией биометода при Орджоникидзевском крайзу на площади в 780 га и Азербайджанской станцией защиты растений на площади в 32 га. Произведенный в Азербайджане анализ показал, что на опытных участках зараженность трихограммой яиц совки колебалась между 25 и 75%, причем, чем больше была плотность яиц совки на кусте хлопка, тем выше эффект от выпуска трихограммы. Учет поврежденности хлопчатника совкой показал заметную разницу в количестве поврежденных кустов на опытных и контрольных участках, а именно, в то время как на опытных участках процент поврежденных кустов колебался между 11 и 37, на контрольных участках поврежденность кустов колебалась между 22,5 и 48%. Опыты, поставленные в 1937 г. в Краснодарском крае на площади в 1450 га, дали следующий результат: зараженность трихограммой яиц совки колебалась на опытных участках между 47 и 91,2%, на контроле — 0. Количество поврежденных кустов на опыте 0,2—12,9%, на контроле 7—21,7%. Таким образом, мы видим, что применение трихограммы против хлопковой совки оказалось также достаточно эффективным.

Широкое применение трихограммы против вредителей сельского хозяйства потребовало уточнения ряда вопросов по методике массового ее разведения. Одним из основных вопросов является вопрос о заблаговременном накапливании паразита в больших количествах и продолжительном хранении его на леднике. Вопросом влияния низких температур на продолжительность диапаузы трихограммы давно уже занимался ряд исследователей, однако он не был разрешен до самого последнего времени. Необходимость разрешения в спешном порядке этого вопроса и неразработанность его в мировой литературе побудили нас к постановке специальных опытов по выяснению влияния низких температур и относительной влажности воздуха на продолжительность диапаузы трихограммы. Мы остановились на температурах в 1—2°, 3—4° и 6—7° выше нуля и относительных влажностях в 50, 75 и 90%.

Влажность устанавливалась в эксикаторах путем применения различных концентраций раствора едкого кали, хозяином для яйцееда служили в одном варианте опытов яйца зерновой моли, в другом — яйца мельничной огневки. Зараженные яйца хозяина переносились на холодильник как в момент появления взрослых личинок трихограммы, так и ко времени сформирования куколок последней. Как

видно из табл. 12, количество отрождающейся трихограммы после переноса ее из холодильника в лабораторию зависит, с одной стороны, от продолжительности ее хранения в холодильнике, с другой же — от температуры и относительной влажности, при которых она сохранялась.

Таблица 12. Влияние температуры и относительной влажности на продолжительность диапаузы азово-черноморской расы трихограммы — хозяин зерновая моль (по Лапиной)

Температура	Относительная влажность (в %)	% вылета трихограммы, внесенной на холодильник на стадии личинки				% вылета трихограммы, вынесенной на холодильник в стадии куколки			
		1 мес.	2 мес.	3 мес.	4 мес.	1 мес.	2 мес.	3 мес.	4 мес.
1—2° выше 0	90	92,2	66,1	51,9	52,0	60,1	45,0	32,0	15,0
	75	77,0	62,0	43,0	17,0	50,0	35,0	26,0	6,0
	50	52,0	47,0	20,3	6,0	41,0	3,9	11,0	3,0
3—4° выше 0	90	69,0	60,1	54,0	31,0	50,0	32,4	31,0	9,0
	75	63,9	56,0	39,0	16,0	43,0	21,0	28,5	0,0
	50	51,0	50,0	18,0	0,0	37,0	20,0	10,0	0,0
6—7° выше 0	90	66,0	49,0	40,0	9,0	40,1	25,0	21,0	7,0
	75	61,0	38,9	28,0	3,0	39,0	20,0	12,9	4,0
	50	50,0	30,0	16,9	3,0	29,0	5,0	16,1	1,0

Из табл. 12 видно, с одной стороны, что температура в 1—2° и относительная влажность в 90% являются наиболее благоприятными для хранения трихограммы в холодильнике, так как при этом получается максимальный процент вылета яйцееда после внесения его в тепло, с другой же — продолжительное воздействие низких температур резко снижает количество отрождающихся особей. Наконец, из той же таблицы мы видим, что хранение трихограммы в холодильнике на стадии взрослой личинки дает нам, независимо от температуры и влажности, значительно больший процент вылета яйцееда по внесении его в тепло, чем при хранении его на стадии куколки. Зараженные яйца зерновой моли начинают чернеть ко времени окончания питания личинки трихограммы; следовательно, начало почернения яиц хозяина является сигналом для переноса их в холодильник. Совершенно почерневшие яйца зерновой моли содержат в себе всегда куколок паразита.

Опыты Лапиной показывают также, что мельничная огневка (Ephestia kühniella) является менее пригодным хозяином для массового разведения трихограммы по сравнению с зерновой молью (табл. 13).

Таблица 13

Температура	Относительная влажность в %	% вылета трихограммы, вынесенной на холодильник в яйцах зерновой моли				% вылета трихограммы, вынесенной на холодильник в яйцах мельничной огневки			
		продолжительность хранения на холодильнике							
		1 мес.	2 мес.	3 мес.	4 мес.	1 мес.	2 мес.	3 мес.	4 мес.
1—2°	90	92,2	66,1	51,9	52,0	61,1	27,6	19,8	0,0
(выше 0°)	75	77,0	62,0	43,0	17,0	58,0	23,4	20,0	0,0
	50	52,0	47,0	20,3	6,0	21,1	13,5	18,4	0,0

При многолетнем разведении трихограммы на яйцах зерновой моли, являющейся необычным для нее хозяином, возникло опасение, что выпускаемая в природу трихограмма будет неохотно заражать яйца других насекомых. Для разрешения этого вопроса нами был поставлен следующий опыт. Было отсажено две партии трихограммы роменской расы, в каждой по 50 оплодотворенных самок. Каждая из этих самок была помещена в отдельную пробирку, причем одной партии были предложены яйца капустной совки, другой — яйца зерновой моли. Опыт велся на 5 последовательных поколениях обеих партий трихограммы. Как видно из табл. 14, наши опасения не оправдались, так как количество самок трихограммы, заражающих яйца капустной совки, оказалось, начиная с первого же поколения, значительно выше, чем число заражающих яйца зерновой моли.

Таблица 14

Температура	Относительная влажность в %	Хозяин	Поколение	Среднее количество яиц, зараженных одной самкой	Максимальное количество яиц, зараженных одной самкой	Процент заражающих самок	Продолжительность развития	Соотношение полов (в %) ♀	♂
26,1° (25—27)	80—82	Зерновая моль	1	10,4	26	54	11,5	72,7	27,3
26,1° (25—27)	80—82	То же	2	9,9	23	48	11	67,1	32,9
26,1° (25—27)	80—82	«	3	22,0	38	66	10	77 8	22,2
	80—82	«	4	20,0	30	100	10	79,5	20,5
26,1° (25 - 27)	80—82	«	5	19,1	30	78	10	81,2	18,8
26,1° (25—27)	80—82	»	В среднем за 5 поколений	16,2	29,4	69,2	10,5	75,6	24,4
26,1° (25—27)	80—82	Капуст. совка	1	14,9	36	88	9	77,8	22,2
	80—82	То же	2	18,3	38	96	11	82,3	17,7
26,1° (25—27)	80—82	«	3	14,6	24	100	9	81,9	18,1
26,1° (25—27)	80—82	«	4	28,9	49	100	9	78,0	22,0
26,1° (25—27)	80 - 82	«	5	20,7	51	92	8	79,7	20,3
26,1° (25—27)	80 - 82	»	В средном за 5 поколений	19,4	39,6	95,2	9,2	79,9	20,1

Как мы видим, все три показателя, а именно среднее количество откладываемых яиц, максимальное число отложенных яиц и процент заражающих самок, говорят за то, что яйца капустной совки явно предпочитаются трихограммой и что продолжительная культура трихограммы на яйцах зерновой моли отнюдь не приводит к утрачиванию яйцеедом способности заражать яйца тех насекомых, против которых он выпускается в природу.

IV. РАСЫ ТРИХОГРАММЫ

В процессе работы с трихограммой лаборатории биометода ВИЗР удалось доказать наличие у нас в Союзе ряда самостоятельных рас трихограммы, отличающихся друг от друга целым комплексом биологических и экологических особенностей.

Морфологически эти расы не отличаются друг от друга и различить их можно лишь по окраске, да и то далеко не всегда. В настоящее время в нашем распоряжении имеется 9 рас трихограммы, распадающихся по своей окраске на группу оранжевых и группу бурых рас. Расы эти называются нами в дальнейшем или по месту их нахождения, или же по хозяину, из которого они выведены. Расы эти следующие:

1. Азово-черноморская раса, выведенная в 1932 г. Мейером в станице Славянская из яиц капустной совки и с тех пор разводимая во всех лабораториях биометода нашего Союза.
2. Среднеазиатская раса, выведенная в 1935 г. Роддом из яиц хлопковой совки, собранных на помидорах в окрестностях Ташкента.
3. Азербайджанская раса, выведенная АЗНИХИ из яиц хлопковой совки в окрестностях Кировабада в 1936 г.
4. Астраханская раса, выведенная лабораторией проф. Сахарова в 1937 г. в Астрахани из яиц яблонной плодожорки.
5. Беляночная раса, выведенная в 1937 г. Тюменевой в станице Славянская из яиц капустной белянки.
6. Бурая армавирская раса, выведенная в 1936 г. под Армавиром из яиц совок.
7. Роменская раса, выведенная в 1935 г. Пшебышевским в Ромнах из яиц озимой совки.
8. Оранжевая армавирская раса, выведенная в 1936 г. под Армавиром из яиц бражников.
9. Саратовская раса, выведенная в 1937 г. лабораторией проф. Сахарова в окрестностях Саратова из яиц Laspeyresia nigricana.

Интересно отметить, что представители перечисленных рас упорно отказываются скрещиваться между собой. Другой особенностью этих рас является различное их отношение к отдельным хозяевам. Так, единственной расой, охотно заражающей яйца капустной белянки, является „беляночная раса“, выведенная впервые из яиц этого вредителя в 1937 г. Интересно, что в предыдущие годы деятельность этой трихограммы в Славянской оставалась незамеченной, в то время как осенью 1937 г. кладки капустной белянки оказались зараженными почти на 100%. Яйца кукурузного мотылька охотно заражаются всеми расами трихограммы за исключением, однако, бурой армавирской расы, которая упорно отказывается их заражать.

Первоочередным вопросом, который, по нашему мнению, должен быть разрешен,—это выяснение влияния температуры и относительной влажности на поведение, плодовитость, соотношение полов и сроки развития отдельных рас трихограммы. В 1937 г. мы остановились главным образом на среднеазиатской, азербайджанской и роменской расах; что касается азово-черноморской расы, то для нее эти вопросы были выяснены уже раньше Лапиной и Щепетильниковой.

Для разрешения этих вопросов нами бралось по 50 самок каждой расы трихограммы, причем каждая самка отсаживалась в отдельную пробирку. Самки отсаживались не сразу после отрождения, а спустя 1—2 часа; это давало нам уверенность, что громадное большинство отсаженных самок окажется оплодотворенными. Опыты

проводились над 12, непрерывно следующими одно за другим поколениями каждой из вышеупомянутых рас трихограммы. Для поддержания желаемой относительной влажности пробирки с трихограммой помещались в эксикаторы с раствором соответствующей концентрации едкого кали (KOH). Пробирки оставались открытыми в течение всего периода развития яйцееда и закрывались кусочком батиста лишь за день до предполагаемого вылета паразита и в течение времени, предоставляемого ему для заражения предложенных партий яиц зерновой моли. Необходимая температура в теплицах, куда помещались эксикаторы с трихограммой, поддерживалась при посредстве контактных термометров.

Все опыты проводились над голодающими самками трихограммы, исходя из того, что, с одной стороны, при массовом разведении яйцееда подкармливание его является делом слишком сложным, с другой же—увеличение яйцепродукции подкармливаемых особей трихограммы столь незначительно, что не окупает себя ни с какой стороны.

Точкой отправления в наших опытах были температура в 25—27° и относительная влажность в 75%, являющиеся оптимальными для массового разведения азово-черноморской расы трихограммы. В последующих опытах мы, с одной стороны, постепенно повышали температуру до 34—36° или же снижали ее до 20—22°, оставляя относительную влажность неизменной, с другой же стороны, меняли относительную влажность, оставляя постоянной температуру.

Общей чертой для среднеазиатской, азербайджанской и роменской рас трихограммы является то, что количество откладываемых одной самкой яиц находится в зависимости как от температуры, так и от относительной влажности воздуха (табл. 15).

Таблица 15

Температура	Относительная влажн. в %	Среднее количество яиц, отложенных одной самкой			Средний процент заражающих самок		
		среднеазиатская раса	азербайджанская раса	роменская раса	среднеазиатская раса	азербайджанская раса	роменская раса
21,4° (20—22)	80—82	16,8	25,4	27,7	30,0	58,0	92,0
	64—66	16,2	23,5	—	64,0	82,5	—
	44—46	15,6	18,4	—	52,5	68,5	—
26,1° (25—27)	80—82	18,4	24,7	17,3	40,0	54,8	69,4
	73—75	17,8	20,6	14,8	80,0	43,0	76,0
	64—66	16,2	18,4	12,6	65,5	37,5	77,6
	44—46	13,6	16,4	—	21,5	35,5	—
	24—26	—	10,0	—	—	8,0	—

Так мы видим, что количество отложенных яиц самками среднеазиатской расы при температуре в 21,4° и относительной влажности в 80—82% равняется в среднем 16,8 штукам, а при той же влажности, но при температуре в 26,1° в среднем 18,4 штукам. У азербайджанской и роменской рас трихограммы зависимость количества откладываемых яиц от температуры окружающей среды проявляется еще резче. Кроме того, мы видим, что количество откладываемых яиц у всех трех рас зависит в значительной степени и от относительной влажности. Так, при температуре в 26,1° самка азербайджанской расы откладывает в среднем при относительной влажности в 80—82% 24,7 яиц, а при той же температуре, но влажности в 24—26% всего лишь

10 яиц. Наконец, из той же таблицы видно, что у азербайджанской расы при температуре в 21,4° и относительной влажности в 44—46 % откладывается то же количество яиц, что и при температуре 26,1°, но влажности в 64—66%.

Что касается влияния температуры и относительной влажности на количество заражающих самок, то мы видим, что при температуре в 21,4° наибольший процент заражающих самок наблюдается при относительной влажности в 64—66%.

При температуре в 26,1° с понижением процента относительной влажности снижается и процент заражающих самок азербайджанской расы. У среднеазиатской же расы максимальный процент заражающих самок наблюдается при влажности в 73—75%, когда количество заражающих самок равняется 80%, при влажности же в 44—46%, а также 80—82% количество заражающих самок значительно меньше. Иначе обстоит дело с роменской расой, у которой процент заражающих самок не падает, а повышается параллельно со снижением относительной влажности (табл. 15). Так, при температуре в 26,1° и относительной влажности в 80—82% мы видим, что заражается 69,4% самок, в то время как при влажности в 64—66% процент заражающих самок равняется уже 77,6.

Если мы перейдем к вопросу о продолжительности развития трихограммы, то из табл. 16 видно, что при повышении температуры ускоряется развитие всех трех рас; что же касается влияния относительной влажности, то оно чрезвычайно своеобразно; так, при температуре 21,4° параллельно с падением относительной влажности увеличивается продолжительность развития, хотя и очень незначительно, у среднеазиатской и азербайджанской рас. При температуре в 26,1° влияние относительной влажности на продолжительность развития этих двух рас незаметно, в то время как у роменской расы при относительной влажности в 80—82% средняя продолжительность развития продолжается 10,2 дня, при относительной же влажности в 64—66%—уже 12,9 дней.

Таблица 16

Температура	Относительная влажность в %	Средняя продолжительность развития в днях			Количественное соотношение полов (% самок)		
		среднеазиатская раса	азербайджанская раса	роменская раса	среднеазиатская раса	азербайджанская раса	роменская раса
21,4° (20—22)	80—82	15,0	13,4	13,8	75,6	79,0	82,0
	64—66	16,7	14,8	—	77,7	80,0	—
	44—46	17,1	15,2	—	76,9	76,4	—
26,1° (25—27)	80—82	9,8	9,8	10,2	73,5	77,9	74,5
	73—75	9,5	9,6	12,0	80,5	82,9	80,8
	64—66	9,7	9,5	12,9	75,1	86,2	78,3
	44—46	9,8	9,5	—	78,4	82,8	—
	24—26	—	10,1	—	—	52,6	—

Что касается количественного соотношения полов, то бросается в глаза значительное преобладание самок у всех разбираемых нами рас трихограммы (табл. 16). Из таблицы видно, что при температуре в 21,4° наибольшее преобладание самок имеет место у среднеазиатской и азербайджанской рас трихограммы в условиях относительной влажности в 64—66%. При температуре в 26,1° наибольшее количество самок наблюдается у среднеазиатской и роменской рас

при влажности в 73—75%, у азербайджанской же расы при относительной влажности в 64—66%.

Температуры выше 27° влияют неодинаково на различные расы трихограммы. Так, из табл. 17 видно, что наибольшее количество яиц откладывается среднеазиатской расой трихограммы при температуре в 28—30°. При дальнейшем повышении температуры количество откладываемых яиц снижается заметным образом. Температура выше 30° действует неблагоприятно в той или другой степени на количество откладываемых яиц и у остальных рас трихограммы, по крайней мере в условиях высокой относительной влажности (табл. 17); правда, у бурой армавирской расы такого снижения яйцепродукции не наблюдается. Что касается процента заражающих самок, то, как мы видим из той же таблицы, таковой падает у всех

Таблица 17

Относительная влажность в %	Температура	Среднее количество яиц, отложенных одной самкой					Средний процент заражающих самок				
		среднеазиатская раса	азербайджанская раса	азово-черноморская раса	саратовская раса	бурая армавирская раса	среднеазиатская раса	азербайджанская раса	азово-черноморская раса	саратовская раса	бурая армавирская раса
73—75	25—27°	17,8	20,6	18,7	—	—	80	43	85	—	—
	28—30°	18,5	—	—	15,7	17,1	69,5	—	—	52,5	59,1
	30—32°	17,2	19,8	18,2	13,5	16,9	46,5	41,2	31	43,3	34,0
	34—36°	7,3	Откладки нет			—	24,0	Нет заражения		—	—

рас по мере повышения температуры. Интересно отметить, что с повышением температуры выше 27° количественное соотношение полов заметно меняется в пользу самцов (табл. 18). Так, мы видим, что если у среднеазиатской расы при температуре в 25—27° имеется 80,5% самок, то при той же относительной влажности, но температуре в 34—36° самок всего лишь 57,3%. Аналогичная картина наблюдается и у остальных рас.

Таблица 18. Количественное соотношение полов (в %)

Относительная влажность в %	Температура	Среднеазиатская раса		Азербайджанская раса		Азово-черноморская раса		Саратовская раса		Бурая армавирская раса	
		♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
73—75	25—27°	80,5	19,5	82,9	17,1	71,4	28,6	—	—	—	—
	28—30°	72,2	27,8	—	—	—	—	70,0	30,0	73,2	26,8
	30—32°	56,6	43,4	56,7	43,3	59,9	40,2	70,1	29,9	67,6	32,4
	34—36°	57,3	42,7	—	—	Нет развития		—	—	—	—

Таким образом, мы видим, что оптимальные условия далеко не одинаковы для различных рас трихограммы. Так, если максимальный процент заражающих самок наблюдается у среднеазиатской расы при температуре в 26,1° и относительной влажности в 73—75%, то у роменской расы это наблюдается при влажности в 80—82% и температуре в 21,4°. У азербайджанской же расы мы видим наибольший процент заражающих самок при влажности в 64—66% и температуре в 21,4°. Такое же различие между расами наблюдается и при выяснении оптимальных условий для откладки яиц: максимальное число откладываемых яиц наблюдается у самок среднеазиатской расы при относительной влажности в 80—82% и температуре в 26,1° (то же число яиц откладывается самками среднеазиатской расы и при относительной влажности в 73—75% и температуре в 28—30°; см. табл. 15 и 17). У самок же азербайджанской и роменской рас хотя и при той же относительной влажности, но при температуре в 21,4° и т. д.

Если мы сравним количество полученных потомков, то от 100 самок различных рас трихограммы, воспитываемых каждая в своих оптимальных условиях (максимальное количество откладываемых яиц и максимальный процент заражающих самок), мы получим за месяц, в зависимости от быстроты развития той или другой расы трихограммы следующие результаты.

1. Среднеазиатская раса[1]

Наибольшее количество потомков от одной самки мы получаем при температуре в 26,1° и относительной влажности в 73—75% (табл. 15). Умножив процент заражающих в этих условиях самок на среднее количество откладываемых одной самкой яиц, мы получаем 80 × 17,8 = 1 404 особей.

Из них мы получаем самок в среднем (табл. 16)	80,5% = 1 127 особей
Из них заражает в среднем (табл. 15) .	80% = 896 заражающих самок
	896 × 17,8 = 15 984,8 особи (1-е поколение)
Из них мы получаем самок в среднем	80,5% = 12 831 особь
Из них заражает в среднем	80% = 10 264 заражающих самки
	10 264 × 17,8 = 182 699 особи (2-е поколение)
Из них мы получаем в среднем самок	80,5% = 117 065,9 особей
Из них заражает в среднем	80% = 117 648 заражающих самок
	117 648 × 7,8 = 2 094 134,4 (3-е поколение)

Таким образом, за месяц от 100 самок при средней продолжительности развития одного поколения среднеазиатской расы в 9,5 дней (табл. 16) мы получаем 3 поколения, причем последнее поколение дает нам в среднем 2 094 134,4 особи трихограммы.

2. Азербайджанская раса

Наибольшее количество потомков от одной самки в течение 1 месяца мы получаем при воспитывании этой расы трихограммы при температуре в 26,1° и относительной влажности в 80—82% (табл. 15 и 16): 54,8 × 24,7 = 1 353,5 особи.

Из них мы получаем в среднем самок (табл. 16)	77,9% = 1 051,6 самок
Из них заражает в среднем (табл. 15) .	54,8% = 575,4 штуки
	575,4 × 24,7 = 14 212,3 особи (3-е поколение)

---

[1] При этих вычислениях мы имеем в виду потенциальную возможность размножения индивидуально воспитываемых самок трихограммы. При массовом размножении количество получаемых за месяц потомков будет значительно ниже.

Из них мы получаем в среднем самок 77,9% = 11 069,5 штуки
Из них заражает в среднем . . . . . 54,8% = 6 060,8 самок
6 060,8 × 24,7 = 149 701,7 особи (2-е поколение)
Из них мы получаем в среднем самок 77,9% = 116 616,3 штуки
Из них заражает в среднем . . . . . 54,8% = 62 902,2 самки
62 902,2 × 24,7 = 1 553 684,3 особи (3-е поколение)

При данных температуре и влажности средняя продолжительность одной генерации азербайджанской расы трихограммы равняется 9,8 дням (табл. 16); следовательно, за месяц мы можем получить 3 поколения, причем 3-е поколение даст 1 553 684 особи трихограммы.

3. Роменская раса

Наибольшее количество потомков от одной самки получается при температуре 21,4° и относительной влажности в 80—82% (табл. 15): 92 × 27,7 = 2 584 особи.

Из них мы получаем в среднем самок (табл. 16) . . . . 82% = 2 082 самок
Из них заражает в среднем . . . . . 92% = 1 913,6 особи
1 913,6 × 27,7 = 39 762,7 (1-е поколение)
Из них мы получаем самок в среднем 82% = 32 603,2 особи
Из них заражает в среднем . . . . . 92% = 29 992 самки
29 992 × 27,7 = 830 778,4 (2-е поколение)

При температуре в 21,6° и относительной влажности в 80—82% роменская раса дает всего 2 поколения за месяц, так как продолжительность развития одного поколения равняется в среднем 13,8 дням (табл. 15).

4. Азово-черноморская раса

Наибольшее количество потомков за месяц получается при температуре 26,1° (25—27°) и относительной влажности в 73—75% (табл. 17): 85 × 18,7 = 1 589,5 особи.

Из них мы получаем в среднем самок (табл. 18) . . . . 71,4% = 1 128,1 самки
Из них заражает в среднем (табл. 17) 85% = 952 самки
952 × 18,7 = 17 802 (1-е поколение)
Из них мы получаем в среднем самок 71,4% = 12 709,2 особи
Из них заражает в среднем . . . . . 85% = 10 795 самок
10 795 × 18,7 = 201 676,5 особи (3-е поколение)
Из них мы получаем в среднем самок 71 4% = 171 431,5 самок
Из них заражает в среднем . . . . . 85% = 145 715,5 самок
145 715,5 × 18,7 = 1 267 724,8 особи (3-е поколение)

Азово-черноморская раса может дать за месяц при условии воспитывания ее при относительной влажности в 73—75% и температуре 26,1° целых 3 поколения, причем количество отродившихся потомков 3-го поколения равняется в среднем 1 267 724 особям.

Таким образом, мы видим, что количество потомков, получаемых от различных рас трихограммы за определенный промежуток времени, зависит главным образом от быстроты развития данной расы в условиях оптимальной для нее температуры и влажности.

Роменская раса, несмотря на значительно бóльшую плодовитость и на бóльший процент заражающих самок, по сравнению с расой среднеазиатской, все же дает за месяц значительно меньше потомства, чем раса среднеазиатская. Интересно при этом отметить, что если мы будем размножать роменскую расу при более высоких

температурах в целях ускорения ее развития, то этим мы не добьемся увеличения ее потомства. Как мы видели выше, роменская раса дает за один месяц при температуре в 21,4° два поколения, причем 2-е поколение дает 830 778 особей. При воспитывании этой же расы при таких условиях, при которых мы получаем за месяц не 2, а целых 3 поколения (температура 26,1° и та же относительная влажность), мы добьемся не увеличения потомства, а даже некоторого его снижения, так как при этих условиях 2-е поколение даст 95 449 особей, а 3-е — всего 819 040 особей. Объясняется это тем, что при повышении температуры выше 22° заметно снижаются у роменской расы как яйцепродукция, так и процент заражающих самок. Аналогичная картина наблюдается и в случае разведения среднеазиатской расы при неблагоприятных условиях. Так, при температуре в 21,4° и относительной влажности в 80—82% продолжительность развития равняется 15 дням, следовательно, за месяц получается всего 2 поколения, причем 2-е поколение дает всего 8 666 особей.

Таким образом, при массовом разведении трихограммы необходимо следить, чтобы каждая раса разводилась в оптимальных для нее условиях. Температура выше 27° (при относительной влажности в 73—75%) действует неодинаково на различные расы трихограммы. Как мы уже видели выше, высокие температуры действуют угнетающе на роменскую расу, у которой депрессия начинает проявляться уже при 25°.

100 самок среднеазиатской расы дают при температуре в 28—30° и относительной влажности в 73—75% к концу месяца на 3-м поколении около 1 миллиона особей, т. е. почти в два раза меньше, чем при температуре в 26,1°; при температуре в 30—32° количество потомков 3-го поколения равняется всего 71 тысяче. Наконец, при дальнейшем повышении температуры размножение прекращается почти полностью (табл. 17). Из табл. 17 видно также, что при температуре в 34—36° процент заражающих самок падает очень значительно как у азербайджанской, так в особенности у азово-черноморской расы, причем остальные показатели (количество откладываемых яиц, процент самок) отнюдь не выше, чем у среднеазиатской расы. Из этого следует, что и для этих рас температура в 34—36° при влажности в 73—75% является непригодной для массового разведения. Что касается саратовской и бурой армавирской рас, то опыты с ними проводились лишь при температурах выше 27° (табл. 17) и только при одной влажности, поэтому установить для них оптимальные условия не представляется возможным. Можно все же предполагать, основываясь на данных, изображенных в табл. 17, что температуры выше 27° являются для них депрессивными.

Одним из важнейших показателей, говорящих в пользу разведения той или другой расы трихограммы, является процент заражения ими яиц зерновой моли. Для выяснения этого вопроса мы предлагали для заражения 50 изолированным самкам различных рас трихограммы в среднем по 115 яиц зерновой моли. Столь значительное число яиц, предлагаемых для заражения, вызвано было тем обстоятельством, что отдельные самки яйцееда способны заражать свыше 80 яиц зерновой моли. Каждая раса трихограммы содержалась в течение всего опыта в оптимальных для нее условиях, опыт велся с 10—12 поколениями трихограммы. Результаты видны из табл. 19.

Незначительность процента заражения яиц моли разбираемыми нами расами трихограмм не должна нас пугать ни в коей мере: она объясняется избытком яиц зерновой моли, предлагаемых в нашем опыте яйцееду. Нас интересует в значительно большей степени

сравнение этих цифр у отдельных рас. Из табл. 19 видно, что яйца моли заражаются в одинаковой степени среднеазиатской и азербайджанской расами, в то время как процент заражения яиц роменской расой в полтора раза больше, чем заражение расой азово-черноморской.

Таблица 19

Раса	Оптимальная температура	Оптимальная влажность в %	Процент заражения яиц зерновой моли
Среднеазиатская	26,1°	73—75	15,4
Азербайджанская	26,1°	80—82	16,0
Роменская	21,4°	80—92	24,0
Азово-черноморская	26,1°	73—75	16,2

Итак, на основании всего изложенного выше мы можем притти к следующим выводам, имеющим большое значение при практическом применении трихограммы.

1. Доказано наличие у нас в Союзе ряда рас трихограммы, отличающихся друг от друга целым рядом биологических и экологических особенностей, но почти неразличимых по внешнему виду.

2. Массовое разведение трихограммы вести необходимо таким образом, чтобы каждая раса содержалась в оптимальных для нее условиях температуры и относительной влажности.

3. Перед тем как остановить свой выбор на какой-либо расе трихограммы, необходимо выяснить, совпадет ли средняя месячная температура местности, где предположен выпуск трихограммы, с оптимальной температурой для той или другой расы трихограммы.

4. Применение среднеазиатской расы целесообразно лишь там, где средняя месячная температура равняется 25—30°. Раса эта выдерживает, правда, и температуру в 32°, но при этом наблюдается значительное замедление темпов ее размножения. Таким образом, эта раса пригодна для разведения в Средней Азии. В Азербайджане следует применять эту расу в самые жаркие месяцы, в остальное же время необходимо применять расу азово-черноморскую или азербайджанскую. Объясняется это тем, что при падении средней месячной температуры ниже 25° замедляется развитие среднеазиатской расы трихограммы. На этом основании нельзя рекомендовать применение этой расы в Дагестане, на Северном Кавказе, в Крыму и на Украине.

5. Применение азербайджанской расы возможно в местностях со средней месячной температурой в 21—27°. Таким образом, она может применяться весной и осенью в Азербайджане, а также в течение всего лета в Дагестане и на Северном Кавказе. Раса эта значительно уступает среднеазиатской в быстроте своего развития.

6. Применение азово-черноморской расы можно рекомендовать в местностях со средней месячной температурой в 20—27°. Следовательно, на Северном Кавказе весной и осенью в Азербайджане и в Крыму при температуре выше 28° начинается депрессия азово-черноморской расы.

7. Роменская раса годится для тех местностей, где средняя месячная температура не выше 22°. Дальнейшее повышение температуры приводит к резкой депрессии этой расы. Следовательно, эта

раса может быть рекомендована для Украины, Белоруссии, Нижнего Поволжья и всей средней и северной части нашего Союза. При выборе роменской или азово-черноморской расы необходимо помнить, что количество заражаемых яиц зерновой моли роменской расой превышает в $1^1/_2$ раза количество, заражаемое расой азово-черноморской. Последнее обстоятельство чрезвычайно важно, так как облегчает в значительной степени работу в лаборатории (меньше отрождающихся гусениц моли, которые мешают работе и которых надо так или иначе удалить). Более высокий процент заражения яиц зерновой моли приводит в конечном счете к меньшей затрате зерна, необходимого для разведения моли.

Наконец, наши предварительные опыты показали, что роменская раса выдерживает значительно дольше хранение на холодильнике, чем азово-черноморская раса. Если эти данные подтвердятся, то преимущества роменской расы станут еще более значительными.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеев Я. А., Сборник к X Всесоюзному съезду Ленинградского комсомола, 1935.—2. Афанасьева О. В., Сборник «Биологический метод борьбы с вред. сельскохозяйственных культур», изд. ВАСХНИЛ, 1937.—3. Дирш В. М., Защ. раст., 15, 1937.—4. Лапина В. Ф., Итоги научно-исследовательских работ ВИЗР, 1936.— 5. Мейер Н. Ф, Биологический метод борьбы с вредными насекомыми. Сельхозгиз, 1937.—6. Рысаков, Итоги научно-исследовательских работ ВИЗР, 1936.— 7. Романова В. П., Итоги научно-исследовательских работ ВИЗР, 1936.—8. Сидоровнина Е. П., Итоги научно-исследовательских работ ВИЗР, 1936.—9. Сидоровнина Е. П. и Исмайлов А., Итоги научно-исследовательских работ ВИЗР, 1936. — 10. Степанов Е. М., Биологический метод борьбы с вредителями растений в Абхазии. Сухуми, 1935.—11. Щепетильникова В. А., Итоги научно-исследовательских работ ВИЗР, 1936.—12. Щепетильникова В. А., Сборник «Биологический метод борьбы с вред. сельскохозяйственных культур», изд. ВАСХНИЛ, 1937.— 13. Flanders S. Pan Pacific. Entom. 1930.—14. Flanders S. Hilgardia V. 1931.— 15. Garman and Schread. Ann. Entom. Soc. Amer. XXIV, 1931.—16. King R. Cold Storage Effect on Trichogramma and on the eggs of Ephestia Kühniella. Tea Quart. 1934.—17. Marchal P. Ann. Epiph. XV. 1929.—18. Marchal P. Ann. des Epiph. 1936.—19. Peterson A. Journ. N. U. Ent. Soc. 1930. — 20. Peterson A. Journ. Econ. Entom. XXIV. 1932. — 21. Smith H. Journ. Econ. Entom. XXVIII, 1935.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 5

ИТОГИ 15-ЛЕТНЕЙ РАБОТЫ ПО ВОССТАНОВЛЕНИЮ ЗУБРА В ЗООПАРКЕ АСКАНИЯ-НОВА

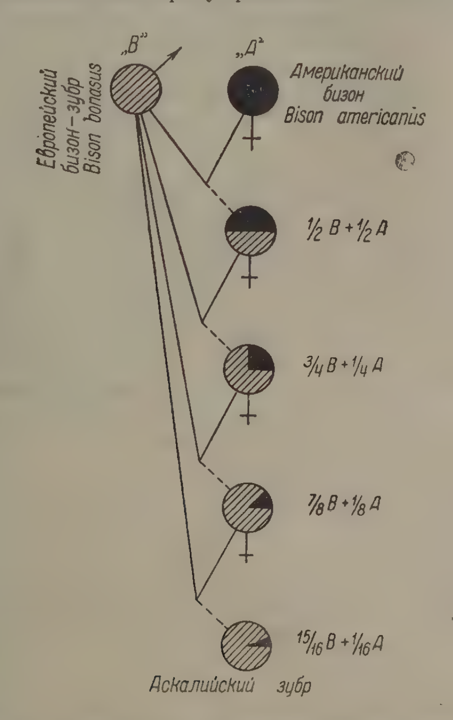
(ПРЕДВАРИТЕЛЬНОЕ СООБЩЕНИЕ)

М. А. Заблоцкий

(Из Института гибридизации и акклиматизации животных)

Начиная с 1921 г., уже на протяжении 15 лет, зоопарк Аскания-Нова ведет планомерную работу по созданию условно чистого зубра. Восстановление зубра проводится на основе улучшения имеющегося гибридного маточного поголовья чистокровным зубром, используя испытанный метод поглотительного скрещивания и гено-акклиматизации.

По окончании производственного периода в 1936 г. мы также можем подвести итоги 40-летней работы по получению гибридов между зубром, бизоном и серо-украинским скотом, так как именно



40 лет тому назад, в 1897 г., в Асканию-Нова были привезены первые бизоны, а 5 лет спустя, в 1902 г., — первые зубры, ставшие родоначальниками гибридных зубров Аскании.

Для того, чтобы наглядно представить процесс поглощения кровью зубра, разберем хотя бы одну основную схему поглотительного скрещивания зубр (Bison bonasus L.) × бизон (Bison america-

nus L.). Как видно из схемы, самка бизона покрывается самцом зубром, и в следующих поколениях все дочерние особи опять покрываются зубром. Учитывая позднеспелость представителей рода Bison и определяя достижения половозрелости и полного развития самками лишь в 4 года, приняв интервал между отелами в один год, допустив, что каждый год непременно будут родиться самки, мы увидим, что для проведения всех фаз восстановительного процесса, от момента скрещивания исходных форм до рождения асканийского зубра, потребуется в лучшем случае 16 лет. Уже при $^1/_8$ крови бизона последняя не проявляется, и такие животные по виду почти не отличимы от чистых зубров. Для достижения же константности проводится еще одно заключительное скрещивание, получается четвертая генерация с $^{15}/_{16}$ крови зубра, на которой поглотительное скрещивание и остановится, так как необходимо сохранить здоровье, жизнеспособность и плодовитость, созданные освежением крови через скрещивание с американским бизоном. Практически вышеприведенная схема, в процессе претворения в жизнь, часто претерпевала некоторые, иногда весьма существенные изменения. Начать с того, что, несмотря на продолжительность жизни зубров, определяемую различными авторами в 30 лет и более, все зубры, бывшие в Аскании-Нова, погибали от различных причин значительно раньше указанных сроков, вследствие чего в восстановительном процессе принимал участие не один зубр, как указано на схеме, а несколько особей, в большинстве случаев даже не родственных между собой. Наиболее долговечным оказался зубр «Ванька», родившийся в Аскании-Нова от первого привозного зубра «Мишки» и его дочери зубрицы 1. Этот зубр прожил 17 лет и пал 2.V. 1924 г. Последние телята от него получены в 1924 г. Из зубриц больше других прожила «Меньшая», привезенная из Беловежской пущи 15.IV. 1910 г. в возрасте 2 лет. В 1931 г. она настолько одряхлела, что на 23 году своей жизни была забита.

По прекращении безуспешных попыток к разведению чистого зубра и после того как не осталось чистокровных зубров, способных к размножению, задача сохранить кровь зубра в асканийском стаде была возложена на полукровного зубро-бизона «Разбоя», наиболее могучего и крупного из гибридов. Даже в 1931 г., когда уже был получен из Ленинградского зоосада беловежский зубр «Васька» (25. V. 1925 г.), а позднее из Австрии и Германии зубры «Шенбрун» (30. IX. 1925 г.) и «Альфред» (20.VIII. 1927 г.), «Разбой» использовался как производитель для части гибридных маток, имеющих высокий процент крови серо-украинского скота, а в 1933—1934 гг. для скрещивания с серо-украинскими коровами [1].

В 1931 г., когда Аскания-Нова лишилась последнего из 3 полученных после 1921 г. зубров, самки восстановительной группы покрывались 3/4 кровным зубро-бизоном «Вием» —сыном зубра «Васьки», чем процент крови зубра не понижался, а кровь домашнего скота вытеснялась. В 1933 г. с получением из Германии нового зубра «Бодо» № 193 R.Z.R. лучшие самки восстановительной группы вновь покрываются зубром. От «Бодо» получено 16 телят, 13 из которых живы и хорошо развиваются.

---

[1] В 1923 г. единственный раз на протяжении всей 15-летней работы все самки восстановительной группы, вследствие отсутствия специалиста, руководящего данной работой, были покрыты американским бизоном, чем было допущено грубое нарушение плана поглотительного скрещивания. 5 из телят, родившихся в результате этого отступления, теперь уже громадных зубробизонов, можно и сейчас наблюдать в зоопарках Ленинграда, Харькова и Киева. В 1924 г. проф. А. А. Браунер восстановил скрещивание по первоначальному плану.

Количество телят, полученных от основных производителей за все время работы, видно из табл. 1.

Переходя к характеристике гибридных зубров Аскании-Нова мы позволим себе провести сравнение между исходной группой, имевшейся в Аскании-Нова в 1921 г., когда была начата работа по восстановлению зубра, и стадом, находящимся в Аскании-Нова на 1.I.1937 г. Было бы интересно показать рост численности и повышения кровности последовательно по годам, но размеры краткой журнальной статьи не позволяют этого сделать, поэтому ограничимся сравнением данных на конец 1-го и 15-го года работы. В 1921 г. впервые были ясно сформулированы требования, предъявляемые к самкам восстановительной группы, в которую могли войти лишь животные, имевшие не менее $^1/_2$ крови зубра и не более $^1/_8$ крови домашнего скота. В начале работы (в 1921 г.) имелось всего лишь 5 самок, отвечавших вышеуказанным требованиям. Сейчас (в 1937 г.) восстановительная группа состоит из 18 половозрелых самок. Кроме того имеются 11 нетелей, в том числе и телочки, рожденные в 1936 г. [1]. По возрасту большинство взрослых животных имеет от

Таблица 1

Производитель		Оставленное потомство		
Кличка	Годы работы	Самцов	Самок	Всего
Зубр «Мишка»	1903—1909	16	10	26
Сын его зубр «Ванька»	1909—1921	15	15	30
Зубро-бизон «Разбой»	1919—1933	14	18	32
Зубр «Васька»	1925	2	1	3
Зубр «Шенбрун»	1925—1930	12	10	22
Зубр «Альфред»	1927—1930	17	11	28
$^3/_4$ кровн. зубр «Вий»	1931—1934	12	13	25
Зубр «Бодо»	1933—1935	9	7	16
Итого		97	85	182

Таблица 2

Кровность	1921 г.		1937 г.	
	число голов	%	число голов	%
$^7/_8$ зубра	—	—	14	24,1
$^3/_4$ зубра	4	13,8	32	55,2
$^1/_2$ зубра	15	51,7	4	6,9
$^1/_4$ зубра	7	24,1	7	12,1
$^1/_2$ бизона	1	3,4	1	1,7
$^1/_4$ бизона	2	7,0	—	—
Всего	29	100%	58	100%

[1] За 15 лет работы число самок восстановительной группы возросло в 6 раз.

5 до 11 лет и только 2 самки — более старые: одна 16 лет и другая, самая старая, оставшаяся еще от дореволюционного стада — 22 лет.

Повышение кровности в стаде гибридных зубров видно из табл. 2, куда наравне с высококровными животными включены и животные, имеющие 1/2 крови домашнего скота, не входящие в восстановительную группу.

Как видно из табл. 2, в 1921 г. в Аскании-Нова было 29 голов гибридов зубра, бизона и домашнего скота. В 1937 г. мы уже имеем 58 голов, т. е. за 15 лет количество животных увеличилось вдвое. Прирост поголовья фактически значительно больший, так как необходимо учесть регулярный забой самцов, не участвующих в скрещивании, и продажу животных в другие зоосады.

За тот же период времени, с 1921 по 1937 г., продано:

	Самцов	Самок	Всего
В Московский зоопарк . .	3	1	4
» Ленинградский » . .	1	1	2
» Киевский » . .	1	1	2
» Харьковский » . .	2	2	4
» Ростовский н/Д » . .	—	1	1
» Тбилисский » . .	1	—	1
» Николаевский » . .	1	1	2

	Самцов	Самок	Всего
В Одесский зверинец	1	—	1
» Москву—Зооцентр	2	—	2
» Германию—Руэ	1	—	1
Всего	13	7	20[1]

С приобретенными животными наиболее успешную работу повел Московский зоопарк, уже в течение ряда лет получающий потомство от полученных зубров. При учете запасов гибридных зубров, имеющихся в СССР, необходимо обратить самое серьезное внимание на животных, находящихся в зоосадах, стремясь к тому, чтобы в каждом новом поколении кровность по зубру неуклонно повышалась.

Сейчас это приобретает тем большее значение, что Комитетом по заповедникам при Президиуме ВЦИК начаты опыты по восстановлению зубров.

Все имеющиеся в Аскании-Нова гибридные зубры разбиты на две неравные и по числу и по значимости группы: первая большая «восстановительная группа», представляющая собой элитное стадо в числе 40 голов, с 1934 г. выделена в репродуктор зубро-бизонов им. Кирова в Асканийском филиале заповедника Буркуты, Одесской области, где содержится и зубр «Бодо». Вторая меньшая «демонстрационная группа» в числе 18 голов содержится в Аскании-Нова. Прежде все зубро-бизоны находились в Аскании-Нова. Перегон зубро-бизонов в Буркуты производился дважды, в 1934 и 1936 гг[2].

В Буркутах зубры нашли пастбища с наличием не только травянистого, но и древесного корма, совершенно отсуствующего в Аскании-Нова. В репродукторе имени Кирова в 1935—1936 гг. восстановительная работа с гибридами зубра велась под руководством

[1] В 1937 г. было продано еще 7 гибридных зубров, в том числе 2 самки, в Тбилисский зоопарк и 1 самец и 4 самки в Крымский заповедник.

[2] Переход в 100 км был совершен в течение 2 суток, с 2 ночевками в пути. Для того, чтобы гнать животных в определенном направлении, оказалось достаточным трех верховых, два из которых ехали по бокам стада, мешая зубрам отклоняться в стороны, а 3-й, ехавший сзади, смотря по состоянию животных, мог то ускорять, то замедлять темп передвижения.

проф. А. А. Браунера, который постоянно жил в этом репродукторе. Под непосредственным руководством проф. А. А. Браунера проводится вся работа по восстановлению зубра и сейчас.

Зоопарк Аскании-Нова не ограничивается скрещиванием зубра с гибридными самками, но, по ряду причин отказавшись от гибридизации зубра с домашним скотом, продолжает гибридизацию зубра с бизоном. Этим помимо увеличения численности поголовья достигается и освежение крови. В 1936 г. начата новая линия по восстановлению зубра скрещиванием 6-летнего зубра «Бодо» с 4-летней бизонкой «Испанкой».

Совершенно ясно, что для обеспечения возможности проведения подобных скрещиваний в дальнейшем, необходимо обеспечить разведение в чистоте американского бизона и зубра. В СССР в настоящее время, насколько нам известно, бизоны, помимо Аскании, где находится 6 голов (2 самца и 4 самки), имеются только в Ленинградском зоопарке (4 головы—1 самец и 3 самки), Ростовском (1 самец) и Московском (1 самец.)

В 1937 г. зоопарком Аскания-Нова предпринимаются шаги к получению чистой зубрицы.

Резюмируя все вышесказанное, необходимо подчеркнуть следующие положения:

1. Зоопарк Аскании-Нова располагает единственным в СССР и самым крупным в мире стадом высококровных гибридных зубров в числе 58 голов.

2. В Аскании-Нова находится единственный в СССР зубр «Бодо».

3. Путем поглотительного скрещивания, начатого в 1921 г., зоопарком в 1939/1940 г. будут получены первые условно чистые зубры в количестве 4 голов.

4. В настоящее время уже получено и находится в зоопарке 14 голов (9 самцов и 4 самки) с $^7/_8$ крови зубра и 32 головы (12 самцов и 20 самок) с $^3/_4$ крови зубра.

5. Опасаться тесного инбридинга среди гибридных зубров Аскании-Нова не приходится, поскольку в их создании принимали участие 6 различных чистокровных зубров, из которых только один асканийского происхождения. Во время отсутствия чистых зубров в воспроизводстве принимали участие два гибридных самца; количество составленного ими потомства видно из вышеприведенной таблицы[1].

Вполне очевидно, что именно в зоопарке Аскании-Нова необходимо продолжать и расширять успешно начатую работу по восстановлению зубров. Быть может, целесообразна передача лишь небольшой группы (6—7 голов) менее ценных по кровности животных в один из лесных заповедников. В случае благоприятного исхода эксперимента в последних, туда, по мере роста поголовья в Аскании-Нова, могут передаваться все новые и новые экземпляры; особенно после выведения условно чистых зубров, когда будут одинаково полноценными и самцы и самки, и дальнейшего прилития крови зубра не потребуется.

Опыт по акклиматизации гибридов зубра в лесных заповедниках должен быть поставлен при участии специалистов зоопарка Аскании-Нова. В первую очередь работу следует начать в Крымском заповеднике, в который в 1913 г. уже завозились зубры из Беловежской пущи. К 1919 г. число их с 4 возросло до 9 голов. Как свидетельствуют работники Крымского заповедника, зубры чувст-

---

[1] На 15.V.1938 г., с получением приплода в 1937 и 1938 гг., число $^7/_8$ кровных зубров возросло до 25 голов (15 самцов и 10 самок).

вовали себя прекрасно, размножение шло успешно и если бы не истребление их браконьерами, эти животные теперь населяли бы в значительном числе леса Крыма. Необходимо учесть также близость Крымского заповедника от Аскании-Нова и удобства по переброске животных, которые могут быть перегнаны в сопровождении верховых пастухов[1].

---

[1] 5 голов гибридных зубров, перевезенных в Крымский заповедник в ноябре 1937 г., благополучно перезимовали. 3 самки, привезенные стельными, отелились уже в Крыму в мае 1938 г.

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ
ТОМ XVII 1938 г. ВЫП. 5

АККЛИМАТИЗАЦИЯ ПУШНЫХ ЗВЕРЕЙ В СССР

Л. В. Шапошников

Обширная территория Советского Союза, занимающая около 21 млн. км², чрезвычайно разнообразна по характеру ландшафтов.

От берегов полярного бассейна до южных границ среднеазиатских республик, с севера на юг, имеются все переходы от арктических тундр через тайгу и степи до жарких пустынь. К этому добавляется вертикальная смена экологических зон по склонам горных стран и хребтов.

Помимо этого, не однородны и различные части одной и той же экологической зоны, что стоит в связи со сложностью происхождения, развития и истории расселения представителей растительного и животного мира.

И, наконец, деятельность человеческого общества также весьма сильно способствует созданию многообразия ландшафтов. Очень большие изменения вносит, например, распашка степей, расчистка и посадка лесов, осушение болот, орошение засушливых областей, сооружение каналов и т. п.

Вследствие разнообразия местообитаний и истории расселения видов мы имеем в СССР очень богатую фауну вообще и в частности исключительную по своему разнообразию и ценности фауну пушных животных, среди которых есть и эндемики.

Наряду с этим нужно отметить, что вследствие хищнической эксплоатации пушных богатств в прошлом в наследство от царской России мы получили подорванные запасы ряда ценных видов. На пути к полному истреблению были, например, калан (Enchydra lutris L.) и котик (Callorhinus ursinus L.). Угрожающим было положение с выхухолью (Desmana moschata L.), речным бобром (Castor fiber L.) и соболем (Martes zibellina L.). В связи со сказанным вполне уместно вспомнить поучительные слова К. Маркса «... культура, если она развивается стихийно, а не направляется сознательно, оставляет после себя пустыню...»[1]. К счастью, Октябрьская революция помешала зайти так далеко.

Советское правительство с первых же лет своего существования провело многочисленные мероприятия, обеспечивающие сохранение и рациональное использование пушных ресурсов.

Введены обязательные сроки промысла, планово регулируются размеры добычи зверей, ряд видов совершенно запрещен к добыче и взят под охрану закона, учреждена обширная система государственных заповедников.

Наряду с правильным использованием существующих пушных богатств в силу социалистической системы нашего хозяйства естественно возник вопрос об увеличении пушно-сырьевых ресурсов страны путем акклиматизации пушных животных.

В условиях планового хозяйства, исключительного разнообразия ландшафтов и растущей сознательности населения этот путь обо-

---

[1] Из письма К. Марка, адресованного Ф. Энгельсу 25.III.1868 г. (Маркс и Энгельс, т. XXIV, стр. 35).

гащения промысловой фауны должен быть исключительно эффективным. Конечно, многое при этом зависит от того, как будут практически проводиться эти мероприятия.

Для ясности дальнейшего изложения считаем необходимым пояснить, какое содержание мы вкладываем в основные термины, и вкратце остановиться на некоторых общих вопросах акклиматизации.

Под словом «акклиматизация» мы понимаем способность видов приживаться в новых для них условиях. Эти новые условия при переселении особей какого-нибудь вида за пределы его естественного ареала распространения могут выражаться в особенностях климата, субстрата и окружения организмов, другими словами, в климатических, эдафических и биотических факторах. Помимо этого, несомненно большое значение на ход акклиматизации имеет воздействие человека.

Способность видов приживаться в новых условиях определяется склонностью особей, их составляющих, к прямой адаптации, образованию морфозов и внутривидовой изменчивостью, дающей материал для отбора. При акклиматизации растений В. П. Малеев[1], считает, что «совершенно необходимым является приспособление растения к изменившимся условиям существования, заключающегося как в отборе наиболее соответствующих данным условиям индивидуумов, так и в реакции индивидуума на изменившиеся условия существования». Очевидно, что сказанное справедливо и для животных. Оценивая роль для акклиматизации животных различных путей приспособления, Б. М. Житков пишет: «Постепенным выбором пригодных вариететов в ряде поколений для успеха натурализации[2] можно достичь большего, чем смогут дать адаптация и процесс морфозов у взрослых особей»[3].

В связи с этим особое значение для акклиматизации имеет изучение как общей изменчивости и распространения вида, намеченного для интродукции, так и экологии его отдельных популяций. Сказанное особенно очевидно в применении к видам с обширным ареалом. В процессе длительного естественного отбора отдельные популяции таких видов, живущие в резко различных условиях существования, становятся различными в смысле реакции на факторы внешней среды. Несомненно, например, в этом смысле различны лисы из-под Верхоянска и Ашхабада, так же как и нутрии с Рио-Чубут и Пораны. Для успеха акклиматизации, например, нутрии в угодьях Средней Азии далеко не безразлично, откуда происходит племенной материал.

Признавая всю важность для акклиматизационных работ учета деталей внутривидовой изменчивости и экологии отдельных популяций, считаем все же, что при современном состоянии знаний в ряде случаев практически не приходится итти дальше использования подвидовой изменчивости. Однако и это уже может оказаться весьма ценным.

Отметим попутно, что при учете географической изменчивости видов, выражающейся не только в морфологических, но и в экологических особенностях, часто употребляемый термин «реакклиматизация» теряет свой смысл. Под словом реакклиматизация обычно понимают восстановление какого-нибудь вытесненного или истребленного вида в пределах прежнего его распространения. Популяции

---

[1] Малеев В. П., Теоретические основы акклиматизации, 1933, стр. 9.

[2] Термин «натурализация» понимается здесь вслед за де-Кондолем (1855) в смысле высшего, положительного этапа процесса акклиматизации (Л. Ш.).

[3] Житков Б. М., Акклиматизация животных, 1934, стр. 24.

населявшие ранее различные части ареала, существовали в неравных условиях и, естественно, могли быть экологически различными. Представим себе, что некогда широко распространенный вид к нашему времени сохранился лишь в крайних (например, северных или южных) условиях. При переносе части особей далеко за пределы их родины, хотя бы и в границах бывшего ареала вида, они попадают в совершенно иную экологическую обстановку и должны в ней акклиматизироваться. В связи со сказанным для нас не ясно, почему переселения ондатры из лесной зоны Северной Америки в лесную зону Восточной Сибири нужно называть акклиматизацией, а пересадку речного бобра из Воронежского заповедника на Кольский полуостров—реакклиматизацией. Таким образом, термин реакклиматизация мы считаем тождественным термину акклиматизация и потому лишним.

При выборе живого материала для интродукции известную пользу может оказать метод климатических аналогов, разработанный в связи с акклиматизацией растений (Маир, 1925)[1]. Сущность этого метода заключается в сравнении посредством специальных схем различных частей земного шара и выявлении климатических аналогичных районов. Если принимать климатические формации Шимпера[2], то при сравнении достаточно обширных территорий придется признать, что метод климатических аналогов позволяет приблизительно судить о сходстве или различии отдельных территорий. Оценивая роль метода аналогов, В. П. Малеев (1933, 1. с.) пишет: «Значение метода аналогов и вытекающих из него климатических схем заключается в том, что, направляя и регулируя экспериментальную работу в области акклиматизации, этот метод дает общие ориентировочные границы наиболее вероятных возможностей акклиматизации и намечает с той или иной степенью приближения те страны, которые являются наиболее верным источником для интродукции растений в данную страну».

Метод климатических аналогов в несколько видоизмененном виде применяется и при акклиматизации животных. В последнем случае обычно производится сравнение температурных условий и влажности (или осадков) с помощью климограмм или гетерограмм различных частей земного шара. Однако применительно к животным метод аналогов дает еще менее точные указания. Отчасти это объясняется тем, что животные, особенно теплокровные, в меньшей степени и более косвенно, чем растения, зависят от физических факторов вообще и климатических в частности. Подтверждение сказанного мы видим, например, в питании растений и животных[3]. Даже при доказанной зависимости успеха акклиматизации какого-нибудь вида от климатических факторов применяемые обычно климограммы и гетерограммы не позволяют в каждом отдельном случае решить вопроса. В пояснение сказанного приведем такой пример. Опытной работой[4] установлено, что возможность акклиматизации нутрии на юге СССР применительно к ввезенной аргентинской расе (*Myocastor coypus bonariensis* Ren.) лимитируется продолжительностью ледяного покрова на водоемах, обитаемых этим

---

[1] Mayr H., Waldbau auf naturgeschichtlicher Grundlage. 2 Aufl., Berlin, 1925.

[2] Shimper A. M. W., Pflanzengeographie auf physiologicher Grundlage, 1898.

[3] Растения питаются за счет минеральных веществ почвы и, следовательно, пища для них — фактор физический. Животные же в своем питании всегда связаны с другими организмами, и их пища принадлежит к группе биотических факторов.

[4] Ганули А. П., Данильченко И. П., Перовская О. В., Опыт акклиматизации нутрии на воле в условиях Аскания-Нова, «Союзпушнина», № 15—16, 1934. Верещагин Н. К., Опыты акклиматизации нутрии на юге СССР. Баку, 1938.

животным. В связи с этим при предварительном выяснении возможности акклиматизации этого подвида можно получить более полные данные путем сопоставления этого конкретного фактора, чем построением слишком общих и несколько отвлеченных схем. В результате анализа метода аналогов В. П. Малеев приходит к следующим, на наш взгляд, правильным выводам: «В каждом отдельном случае надо выявить именно тот фактор, который в отношении данного вида имеет наибольшее влияние и тем самым является основным фактором, ограничивающим его распространение» (1933, стр. 146). Неточность метода аналогов подтверждается также и тем, что в практической работе по акклиматизации животных даже в случае учета климограмм нередко приходится сталкиваться с различными неожиданностями. Это и понятно, поскольку обычно приходится иметь дело с тремя неизвестными: недостаточны современные знания по экологии популяций организмов на их родине; как правило, неизвестны пределы пластичности видов в приспособлении к изменяющимся условиям среды и, кроме того, почти не изучена экология тех биоценозов, куда переносятся акклиматизируемые животные. В связи с изложенным многие вопросы акклиматизации до настоящего времени решаются эмпирически. Вместе с тем ряд общих теоретических соображений, конечно, и полезен и необходим.

Помимо уже сказанного выше, считаем полезным упомянуть о некоторых биоценологических понятиях. Мы имеем в виду экологические ниши и жизненные формы. Под экологическими нишами вслед за Гриннелом[1] мы подразумеваем места организмов в биоценозе по роду их питания, характеру деятельности и отношению к другим организмам, членам биоценоза. К одной жизненной форме относятся виды, ведущие в сходной обстановке сходный образ жизни, т. е. занимающие одну обособленную нишу. При внимательном рассмотрении биоценоза легко видеть, что нередко экологические ниши оказываются незаполненными в силу сложных причин исторического формирования биоценозов. Например, во многих островных борах северного Казахстана отсутствует грызун, питающийся семенами хвойных растений (типа белки). В прибрежных биоценозах сибирских рек отсутствует мелкий хищник, питающийся рыбой, лягушками и водными членистоногими (типа норки). В альпийской зоне Кавказа отсутствует крупный грызун, питающийся пышной травянистой растительностью. В тростниках Средней Азии нет водного грызуна, который мог бы использовать богатейшие запасы растительных кормов (частично к водному образу жизни здесь приспособилась Microtus arvalis L.[2]). Таких примеров можно привести очень большое число. Для вопросов акклиматизации смысл изложенного заключается в том, что при интродукции соответствующей жизненной формы в такой неполный биоценоз положительный исход акклиматизации чрезвычайно вероятен.

Совершенно иное дело, когда акклиматизируемый вид на новой территории встречает пригодную для него нишу, уже занятую местной формой. Пример последнего—выпуск американской норки (Lutreola vison Leisl.) не только в пределах ареала европейской норки (Lutreola lutreola L.), но и на территории, освоенной местной популяцией аборигенной формы. В подобных случаях мало вероятно, что оба вида уживутся бок о бок. Мы думаем, что рано или поздно один из видов, новый или старый, будет вытеснен. Из сказанного

---

[1] Grinnell, Presence and absence of animals, the University of California, Chronicle, 1928.

[2] Шапошников Л. В. и Верещагин Н. К., Озера среднего течения р. Сыр-дарьи, Изв. Геогр. об-ва, т. XIII, вып. 5—6, 1931.

не следует делать вывода о том, что акклиматизацию следует ограничить только пределами свободных экологических ниш. Напротив, иногда целесообразно производить интродукцию новых видов даже при наличии в биоценозе избранного района близкой жизненной форы. Примером последнего может служить акклиматизация ондатры в районах обитания водяной крысы. Однако и в этих случаях на наш взгляд полезно помнить об экологических нишах и жизненных формах, с тем чтобы предвидеть вероятные последствия мероприятия, т. е. конкуренцию местного и интродуцированного вида. Для успеха акклиматизации необходимо, чтобы новый вид оказался более жизнеспособным в новом для него месте, чем аборигенная форма.

Исходя из общей задачи акклиматизации пушных зверей в СССР, заключающейся в увеличении пушно-сырьевой базы страны и качественного ее обогащения, помимо кратко изложенных некоторых биологических основ акклиматизации, необходимо коснуться и экономической стороны вопроса.

Мы считаем, что с экономической точки зрения для акклиматизации нужно выбирать или виды с высокой индивидуальной ценностью шкурки, каковы, например, калан, соболь, выдра, речной бобр, шиншила и другие, или виды, обладающие средней или даже низкой стоимостью шкурки, но способные, подобно белке и ондатре, быстро размножаться, густо заселять территорию, т. е. представляющих ценность в качестве массовых видов.

Для обогащения пушной фауны СССР следует выбирать животных как первой, так и второй категории. При этом из числа хищников, которые в силу особенностей биологии не могут достигать значительной плотности на территории, целесообразно на наш взгляд акклиматизировать лишь наиболее ценные в пушном отношении виды. Напротив, из числа растительноядных видов рационально акклиматизировать как особо ценные, так и менее ценные, но массовые виды. Основание к этому мы видим в том, что кормовая база большинства фитофагов более обильна и концентрирована на территории, что позволяет многим из них ограничиваться чрезвычайно узким индивидуальным ареалом и часто жить колониями. Это обеспечивает возможность значительной плотности популяции, а стало быть, и большого выхода пушнины с единицы площади угодий.

Успех акклиматизации избранных видов зависит в основном от соответствия условий, в которые попадает новый вид, его биологическим потребностям и пределам пластичности или акклиматизационной потенции вида, заключающейся в склонности к адаптации, морфозам и изменчивости, дающей материал для отбора. При этом главную роль из числа факторов среды нового района обычно играет наличие достаточных запасов кормов, доступных для интродуцированного вида во все сезоны года.

В 1933 г. В. П. Малеев, характеризуя проблему акклиматизации растений пишет: «Акклиматизация в очень большой степени систематическая проблема, а еще в большей степени фитогеографическая и экологическая проблема». В более расширенном виде это положение можно формулировать так: акклиматизация есть систематическая, биогеографическая и экологическая проблема. Учитывая специфику акклиматизационных работ в условиях социалистического общества, направленных на благо человечества, считаем нужным добавить, что, помимо сказанного В. П. Малеевым, акклиматизация в СССР является и народнохозяйственной экономической проблемой.

Работы по акклиматизации пушных зверей в СССР начались с 1927 г. Первые годы работы проводились осторожно, лишь с немногими видами (например, с ондатрой), в малых масштабах и в немногих (преимущественно северных) районах. Постепенно развиваясь,

лишь к 1935 г. акклиматизация пушных зверей приняла широкие размеры, охватив значительное число видов и многочисленные районы почти всех частей нашей страны. Больше всего в этой области сделано В/О «Союззаготпушниной», затем Государственным комитетом по заповедникам. Помимо этого, акклиматизацией отдельных видов занимались многие местные организации, например, Потийское охоттоварищество, Ташкентский зоосад, отдельные ведомственные охотничьи хозяйства и т. д.

Считая с первых опытов, за истекшее десятилетие на территории СССР проводилась интродукция двадцати двух видов и подвидов пушных животных. Из этого числа—семь экзотических и пятнадцать встречающихся в пределах нашей страны. В числе первых мы имеем ондатру (Fiber zibethica L.), нутрию (Myocastor coypus Mol.), скунса (Mephitis mephitis L.), енота (Procyon lotor L.), американскую норк (Lutreola vison Leisl.) и полудомашнюю черносеребристую лисицу (Vulpes fulvus Desm.). Во вторую группу вошли енотовидная собака (Nyctereutes procyonoides Gray), выхухоль (Desmana moschata L.), речной бобр (Castor fiber L.), белка-телеутка (Sciurus vulgaris exalbydus Pall.), колонок (Kolonocus sibiricus Pall.), алтайский сурок (Marmota baibacina Kust.), желтый суслик (Citellus fulvus L.), заяц-русак (Lepus europaeus L.), соболь (Martes zibellina L.), калан (Enchydra lutris L.), каменная куница (Martes foina Erx.), кролик (Lepus cuniculus L.), байбак (Marmota bobak Mull.), алтайская белка (Sciwus vulgaris vulgaris altaicus Sereb.), песец (Álopex lagopus L.) и корсак (Vulpes corsac L.).

Некоторое общее представление о последовательности и масштабе этих работ дает приведенная ниже таблица, составленная на основании данных до 1 января 1938 г.

№ п/п	Наименование зверя	Год первого выпуска	Число пунктов выпуска	Число выпущенных особей
1	Ондатра	1927	192	21 962
2	Белка-телеутка	1927	3	154
3	Выхухоль	1929	23	2 403
4	Енотовидная собака	1929	40	2 413
5	Желтый суслик	1929	1	2 444
6	Нутрия	1930	9	451
7	Соболь	1930	4	?
8	Американская норка	1934	14	1 035
9	Черносеребристая лисица	1929	18	180
10	Речной бобр	1934	13	131
11	Алтайский сурок	1934	5	399
12	Заяц-русак	1936	1	205
13	Скунс	1933	4	93
14	Енот	1936	1	22
15	Каменная куница	1936	1	59
16	Колонок	1937	1	28
17	Калан	1937	1	2

Даже из этой схематичной таблицы видно, что проделана очень крупная и крайне интересная работа. Ознакомление с опытом акклиматизации каждого вида в отдельности еще яснее показывает исключительный интерес проведенных мероприятий. Однако прежде чем перейти к краткой характеристике акклиматизации каждого вида, считаем необходимым остановиться на некоторых теневых сторонах этого нужного и нового дела. Прежде всего приходится с сожале-

нием отметить, что все акклиматизационные работы не были подчинены единому и общему государственному плану и в лучшем случае соответствовали планам, принятым отдельной организацией. Не касаясь пока многих отрицательных сторон такой некоординированной работы, отметим лишь, что собрать все данные об акклиматизации пушных видов на обширной территории нашей страны — задача достаточно сложная даже сейчас. Легко представить, что спустя некоторый срок многие существенные детали будет просто невозможно восстановить. Вместе с тем, помимо накопления ценнейшего опыта для науки и практики, эти грандиозные работы по изменению человеком состава пушной фауны страны социализма представляют общий исторический интерес.

Это ненормальное положение явилось следствием отсутствия принятого единого государственного плана акклиматизации пушных зверей. Тот факт, что составление подобного плана — дело весьма трудное, на наш взгляд лишь обязывало со всей серьезностью подойти к его разрешению путем привлечения к разработке плана лучших работников науки и практики. Отметим, что были попытки отдельных лиц разработать общий план изменения состава наземной промысловой фауны. Примером могут служить планы Б. К. Фортунатова (1933[1]) и П. А. Мантейфеля (1934[2]). Однако предложенные планы не были приняты, так как являлись слишком общими, мало обоснованными в деталях, а частично просто неверными.

Вторым серьезным недостатком явилась некоторая изоляция научно-исследовательских сил от практических работ по обогащению пушной фауны нашей страны. Весьма показательно, что в системе В/О «Заготпушнина», проводившей большинство акклиматизационных мероприятий, даже в Центральной лаборатории до 1937 г. не было специального отдела или группы. Здесь работало по акклиматизации отдельных видов лишь два никак несвязанных научных работника. На зональных станциях акклиматизации часто отводился неполный год одного сотрудника. Другие биологи также привлекались для консультации лишь от случая к случаю. В результате роль научных работников сводилась к постановке вопроса об акклиматизации тех или иных видов (например, ондатры, нутрии), выбора пригодных для выпуска мест (не всегда) и к позднейшему анализу результатов по материалам, обычно собранным за время эпизодических поездок на место. Если и удавалось в отдельных случаях научным работникам провести от начала до конца работы по расселению какого-нибудь вида, то все же позднее стационарные наблюдения не велись. В итоге причины ряда удачных и неудачных опытов сейчас неясны и, кроме того, о результатах многих интродукций животных достоверные сведения вообще отсутствуют.

Имеющиеся материалы позволяют не с равной полнотой для различных видов сделать даже краткий обзор хода и результатов акклиматизации.

Ниже мы приводим для каждого вида, интродуцированного на территории СССР, наиболее существенные данные. Само собой понятно, что в кратком обзоре, особенно для уже широко расселенных видов, приходится ограничиваться лишь обобщенными сведениями. В первую очередь мы рассмотрим акклиматизацию экзотических видов.

---

[1] Фортунатов Б. К., О генеральном плане реконструкции промысловой фауны европейской части СССР и Украины. Природа и соцхозяйство, т. VI, Москва, 1933.

[2] Мантейфель П. А., О реконструкции охотничье-промысловой фауны млекопитающих СССР. Социалистическая реконструкция и наука, т. II, 1934.

Ондатра (Fiber zibethica L.) впервые завезена в СССР из Финляндии в 1927 г. в числе 190 особей[1]. Позднее завозилась также из Канады и Англии.

Происхождение племенного материала, с которым проводилась акклиматизация ондатры в СССР, видно из приводимой таблицы.

Завезено	Годы				Всего
	1927	1928	1929	1932	
Из Финляндии	100	—	—	1 495	1 595
» Канады	5	50	584	—	639
» Англии	—	—	—	167	167
Всего	105	50	584	1 662	2 401

С 1927 по 1932 г. в СССР было импортировано 2396 ондатр. После 1932 г. ввоз зверей был прекращен, и все позднейшие выпуски ондатр (так же как и часть более ранних) проводились за счет животных, размножившихся на территории нашей страны.

Первый выпуск 15 ондатр для акклиматизации в условиях естественной свободы был произведен в 1927 г. на Соловецких островах Белого моря. К 1938 г. ондатра выпущена в 192 пунктах в общем числе 21 962 голов. Некоторое представление о развитии работ по акклиматизации этого вида дает следующая таблица:

	Год											Всего
	1927	1928	1929	1930	1931	1932	1933	1934	1935	1936	1937	
Число пунктов	1	2	4	4	4	17	10	11	63	36	40	192
Число зверей	15	100	388	221	273	2 697	1 285	824	6 151	5 049	4 959	21 962

Работы по расселению ондатры в СССР могут быть разделены на три отличающихся друг от друга периода. Первый период, с 1927 по 1932 г., характеризуется импортом животных, разведением в питомниках и первыми маленькими опытами акклиматизации в северных районах. Во второй период, с 1932 до 1935 г., расселялась уже только отечественная ондатра. Выпуски производились в более широких масштабах, однако тоже только на севере. Для работы характерны многочисленные недостатки в транспортировке и самих выпусках (например, выпуски под лед). Третий этап развития акклиматизации ондатры начался с 1935 г. Он характеризуется широким размахом работы, продвижением ондатры в южные районы, сравнительно четкой техникой проведения работы и началом эксплоатации. В результате проделанной работы и позднейшего самостоятельного расселения зверей в настоящее время ондатра населяет все основ-

[1] Сведения по 1936 г. включительно приводятся на основании работы Богачева Б. П. «Итоги опыта Союззаготпушнины по вольному разведению ондатры», 1937 (рукопись).

ные системы водоемов Кольского полуострова (Мурманская область), Соловецкие острова (кроме тундры), почти всю Карелию к югу от г. Кемь, Архангельскую и Вологодскую области, бассейн реки Вычегды и среднее течение реки Печоры (в Коми АССР), один из притоков реки Вятки в Кировской области, большие разобщенные площади по притокам Оби, Иртыша и левобережья Енисея в пределах лесной Сибири (Свердловская, Омская области и Красноярский край), одиннадцать участков в Восточной Сибири и Якутии, остров Карагинский (ДВК), степные водоемы Западной Сибири вдоль железнодорожной магистрали в пределах Омской и Челябинской областей и три участка Казахстана (дельта реки Или, озера правобережья Сыр-дарьи и низовье реки Сары-су).

Насколько можно судить по имеющимся данным, ондатра безусловно многочисленна в западной части Архангельской области, в Тункинской долине и в низовьях реки Селенги (Бурят-Монгольская АССР)[1] и в дельте реки Или (Казахстан).

В силу отсутствия систематических наблюдений за ходом акклиматизации о результатах многих выпусков ондатры сведения отсутствуют. Вероятно какая-то, повидимому, небольшая часть их была неудачна. Так, например, в низовьях Сары-су (Казахстан) ондатра, выпущенная в 1935 г., в результате засухи 1936 г. почти вымерла. При отсутствии правильно поставленных наблюдений и учета численности хорошим критерием для оценки результатов акклиматизации является промысел зверей. Нужно сказать, что и это мероприятие начали проводить с значительным опозданием—лишь с 1935 г.

В 1937 г. заготовлено больше 32 тысяч шкурок ондатры. Это неплохо, но, учитывая ограниченную территорию, где была проведена заготовка и общее широкое распространение ондатры в СССР, можно утверждать, что следовало заготовить в том же 1937 г. в десять раз больше. Подтверждение этому мы видим хотя бы в том, что промысел, начатый впервые зимой 1937/38 г. в устье реки Или, уже дал около 5 тысяч ондатр.

Таким образом, ондатра является широко распространенным видом, имеющим уже промысловое значение. Вместе с тем за десять лет работы с этим видом несомненно можно было достичь лучших результатов.

При акклиматизации ондатры с нашей точки зрения имели место крупные ошибки и недостатки. Главными недостатками считаем следующие:

а) Довольно длительно существовала ориентация на расселение ондатры в северных районах. При этом рекомендовалось выбирать изолированные болота. Таковыми на севере являются многочисленные торфяники, места весьма малокормные для ондатры, не способствующие росту стада и затрудняющие расселение.

Эта северная ориентация явилась следствием опасения проблематичного вреда ондатры для сельскохозяйственных культур в более южных районах.

б) Непродуманность плана расселения зверей, в результате чего, с одной стороны, имели место случаи повторных выпусков в тот же самый водоем, а с другой—попытки истребления, следовавшие вскоре за выпуском.

в) Отсутствие широкой организации промысла ондатры, что на наш взгляд следует делать не через 5—10 лет после выпуска, а уже на второй или третий год. Такой подход, с одной стороны, позво-

---

[1] Сельверов Б., Ондатровое хоз-во Бурят-Монголии. «Бурят-Монгольская правда» от 1.VI.1937 г.; Добровольский А. В., Ондатра в Восточной Сибири, Иркутск, 1937.

лит заблаговременно приучить охотников к промыслу нового вида и, с другой, даст хорошие материалы для оценки хода акклиматизации.

г) Несомненно четче нужно было организовать (хотя бы статистический) учет всех мероприятий по расселению ондатры и их результатов, а также шире привлечь научно-исследовательские силы для изучения акклиматизации этого ценного вида.

Нутрия ввезена в СССР с 1930 по 1932 г. в числе 2656 особей. Большая часть зверей, по мнению Н. К. Верещагина (Верещагин, 1936[1]) происходит из провинции Буэнос-Айрес Аргентины, т. е. является подвидом Myocastor coypus bonariensis Reng. Размеры импорта нутрии по годам видны из следующей таблицы:

Откуда	1930 г.	1931 г.	1932 г.	Всего
Из Англии	113	—	407	520
Англии и Германии	—	43	2 093	2 136
Всего	113	43	2 500	2 656

Из общего числа импортированных зверей большая часть их поступила для разведения в зверосовхозах, сперва под Москвой, затем в Закавказье, Предкавказье, в Алма-Ата и Катон-Карагае. Для акклиматизации в естественных условиях до 1932 г. была использована только 381 нутрия. Позднее (1934 и 1936 гг.) было выпущено еще около ста нутрий (часть с зверосовхозов и часть отловлена в Грузии).

В настоящее время нутрия выпущена в девяти пунктах на юге СССР[2]. Первый выпуск произведен в 1930 г., последний - в 1936 г.

Следующая таблица характеризует размеры выпускаемых партий и хронологию выпусков.

Район и бассейн реки	1930 г.	1931 г.	1932 г.	1934 г.	1936 г.	Всего
Южный Казахстан — Сырдарья	14	—	—	—	—	14
Восточная Туркмения — Аму-дарья	—	51	—	—	—	51
Восточный Азербайджан — Кура	—	20	60	—	—	80
Западный Азербайджан — Кара-су (Кура)	—	—	123	—	—	123
Грузия — Рион	—	—	48	—	—	48
Абхазия — Бзыбь	—	—	—	—	30	30
Краснодарский край — Кубань по нижнему и среднему течению	—	—	43	70	—	113
Дагестан — Сулак	—	—	22	—	—	22
Всего	14	71	296	70	30	451

[1] Верещагин Н. К., Опыты акклиматизации нутрии на юге СССР, Баку, 1936.

[2] Не считая опытов Аскании-Нова (Гунали, Данильченко, Перовская, Опыты акклиматизации нутрии на воле в условиях Аскании-Нова, «Союзпушнина», № 15—16, 1932).

Как видно из таблицы, большее число нутрий и в наибольшем числе районов было выпущено 1932 г. К настоящему времени из девяти районов в трех звери погибли. В первую же зиму погибли нутрии в Казахстане и в низовьях Кубани (43 зверя). На третий год после выпуска нутрии вымерли в Туркмении (в 1933 г.). В остальных шести точках до 1937 г. нутрии выжили. В Предкавказье сохранились единичные особи, в центральном и восточном Закавказье численность сильно изменяется по годам, и только в Грузии звери значительно размножались и широко расселились[1]. В 1936 г. в Колхидской низменности Грузии для зверосовхозов и искусственного расселения было живьем отловлено 300 зверей. В марте 1938 г. впервые открытый промысел[2] дал около тысячи шкурок[3].

Таким образом, можно считать, что в Грузии нутрия в общем акклиматизировалась удачно. В отношении обоих районов выпуска нутрии в Азербайджане (Кара-су и дельта Куры) при отсутствии специального изучения и опытов отлова или забоя трудно вынести ясное суждение. В среднем течении Кубани и на Сулаке нутрии явно не процветают, однако живут уже от 3 до 5 лет. Во всех случаях гибель нутрии была связана с продолжительным образованием ледяного покрова на обитаемых ею водоемах.

Работы по акклиматизации нутрии также не были лишены ряда существенных недочетов. Прежде всего неудачно был выбран живой материал для акклиматизации, происходящий из провинции Буэнос-Айрес (Аргентина). Нутрия распространена в Южной Америке от 23° до 50° ю. ш. В пределах ареала вид распадается на три хорошо диференцированных подвида. Самый южный из них Myocastor coypus coypus Mol., заселяя наиболее холодные области, отличается более темным и ценным мехом. Из сопоставления климатических условий южных районов СССР с таковыми различных частей Южной Америки становится очевидным, что по климатическим условиям больше всего вероятия ждать успеха акклиматизации самого южного подвида нутрии. Этот же подвид обладает наиболее ценными меховыми качествами. Все это говорит, на наш взгляд, за то, что следовало акклиматизировать в СССР именно южных нутрий.

Кроме того, нутрии трижды выпускались почти под лед в ноябре и дважды не в тот участок, который был намечен специальным обследованием.

Отсутствие стационарных или хотя бы регулярных исследований не позволяет, например, решить, почему нутрия погибла в низовьях Кубани в 1932 г. и живет в среднем течении той же реки с 1934 г. и восточнее на реке Сулаке (с 1932 г.). Совершенно неясен общий ход процесса акклиматизации нутрии в различных пунктах выпуска. Едва ли нужно говорить, что эти вопросы крайне интересны теоретически и важны для акклиматизационной практики.

Американская норка (Lutreola vison Leisl.) ввезена в СССР до 1930 г. и долгое время была объектом разведения на зверосовхозах. Акклиматизацию этого вида в отличие от двух предыдущих стали проводить как-то сразу и мы бы сказали неожиданно даже для людей, близко стоящих к этому делу. Весьма характерно, что в 1934 г., который являлся первым годом выпуска норок, выпущено

[1] Более подробно см. «Новые данные по акклиматизации нутрии в СССР» Л. В. Шапошникова. Бюллетень Московского о-ва испытателей природы, 1938.

[2] Газета «Вышка», Баку, 4.IV.1938 г. Н. К. Верещагин.

[3] Отметим попутно, что некоторая часть добытых нутрий имела частично или полностью белую окраску, неизвестную на родине зверя. Если это альбинизм (как известно, признак рецессивный), то можно думать о повторном родственном скрещивании, увеличивающем шансы получения гомозиготных рецессивных комбинаций. В связи с этим может возникнуть вопрос о дополнительном выпуске нутрий в Колхиде независимо от большого числа уже существующих.

максимальное количество зверей, а именно 338. При этом все три первых района выпуска по неясным для нас причинам были избраны в пределах ареала обыкновенной норки (Lutreola lutreola L.). Всего за четыре года на территории СССР выпущено в угодья 857 норок. Ниже приводимая таблица дает представление о размерах выпуска по годам и областям.

	1934 г.	1935 г.	1936 г.	1937 г.	Всего
Воронежская область	—	19	—	—	19
Мурманский округ (Лен. обл.)	—	35	48	—	83
Карельская АССР	45	—	—	—	45
Татарская АССР	178	—	—	—	178
Башкирская АССР	—	72	—	—	72
Свердловская область	115	45	—	—	160
Омская область	—	72	—	57	129
Красноярский край	—	—	—	69	69
ДВК	—	—	84	—	84
Иркутская область	—	—	185	—	185
Якутия	—	—	—	11	11
Всего	338	243	317	137	1035

Как можно видеть из таблицы, из общего числа тринадцати выпусков американской норки в угодья шесть пунктов выбрано в пределах ареала обыкновенной (русской) норки.

Остановимся вкратце на каждой из частей Союза, где были выпущены американские норки.

В пределах Мурманского округа (Ленинградская область) норки выпускались трижды в двух районах (в 1935 г.—35 и 1936 г.—13 и 5 экземпляров). Специальных наблюдений организовано не было. По донесениям оперативной части Союззаготпушнины (20.III.1938 г.) норки заселили многие водоемы, прилегающие к Лайручей (Умбский ПОС) и Удебный ручей. Молодые норки отмечены в пределах реки Судя.

Сведения о результатах акклиматизации американской норки в Карелии, Воронежской области и Якутии отсутствуют.

В Татарии (Черемшанский лесной массив) в районе выпуска норок зарегистрировано большое количество молодняка. Часть норок по реке Черемшан мигрировала в соседнюю Куйбышевскую область, где потребкооперация уже заготовила более двух десятков шкурок американской норки.

В Макарьевском районе Башкирии американская норка выпущена по рекам Зигон, Бриш и Селецк. Повидимому, норка там живет и расселяется. Точных данных нет.

В Свердловской области норка выпущена по рекам Таборинке и Емельяшевке. По данным середины 1936 г., из общего числа выпущенных 160 зверей установлено пребывание 30 (данные Цецевинского) [1].

В пределах Омской области норка в числе 129 особей выпущена в верховьях реки Конды и позднее в Сургутском районе. Первый выпуск зверей был произведен в ноябре 1935 г. в участке, смежном с выпуском ондатры (бассейн реки Сосьвы 1933 г.) [2]. По сведениям (СЗП), относящимся к марту 1937 г., норки прижились, расселившись

[1] Цецевинский Л. Н., Акклиматизация американской норки в лесном Зауралье 1938. Рукопись.

[2] «Американские норка и ондатра в нашей области», газ. «Омская правда» от 14.X.1937 г.

до 200 км от мест их выпуска. В Сургутском районе норки выпущены только в 1937 г.

В Красноярском крае[1] в 1936 г. 192 норки выпущены на правом притоке реки Чулыма в пределах Бирилюсского района. По сведениям, собранным на месте А. Н. Перменевым, звери ушли более чем на 100 км по реке Чулыму и по мелким его притокам. В Тюхтецком районе на реке Кандат (приток реки Четь) выпущено 69 американских норок 12 октября 1937 г. По данным, сообщенным нам Н. Н. Бакеевым, через 12 дней (24 октября) лег снег. От места выпуска норки разбрелись во все стороны на расстояние до 100 км. При этом звери шли напрямик через тайгу и селения. Например, одна норка была поймана в селении Хохловка, лежащем в 70 км от места выпуска (по прямой линии через тайгу), два зверька поймано в сел. Красинка (30 км) и т. д.

Однако не все норки покинули район выпуска, так как учет, произведенный Бакеевым 15 декабря 1937 г., обнаружил 15 норок в радиусе 10 км. В Иркутской области в 1936 г. 167 норок выпущено по рр. Ишим, Ольха и Б. Глубокая. Звери освоились и размножаются. В 1937 г. 11 норок выпущено в Якутии в пределах Бокитинского района.

Наконец, в 1936 г. 84 норки были выпущены в пределах заповедника «Бухта Терней» Уссурийского края (ДВК). По исследованию В. Д. Шамыкина[2], норки хорошо прижились. Основу их питания в октябре, ноябре и декабре 1936 г. составлял крайне многочисленный в реках заповедника бокоплав Gammarus sp.

Как видно из краткого обзора, специальные исследования не производились в Мурманском округе, в Карелии, Башкирии и Омской области. В отношении Красноярского края удалось собрать сведения от лиц, работавших в районах выпуска норки по охотустройству. Только в Татарии, Свердловской области и в Дальневосточном заповеднике («Бухта Терней») ведутся регулярные наблюдения.

Отсутствие наблюдений, на наш взгляд, особенно недопустимо ввиду того, что почти половина выпусков норок (3 из 16) произведена в пределах ареала близкого вида — норки обыкновенной. Совершенно неясным остается вопрос, какие взаимоотношения устанавливаются между этими видами, а это важно для оценки перспективы акклиматизации американского вида в европейской части Союза. По нашему мнению, американскую норку следовало бы акклиматизировать лишь восточнее ареала обыкновенной (к востоку, начиная с Омской области).

Отметим также, что едва ли можно считать целесообразным сроком выпуска норок позднюю осень (как правило, этот вид выпускали в угодия в октябре-ноябре). В Красноярском крае, например, даже в 1937 г. выпуск произведен в октябре за декаду до снега и в Омской области (1935) даже в ноябре.

За исключением случайно добываемых американских норок в Куйбышевской области (расселившихся сюда из Татарии) организованной добычи не производится. Вместе с тем в ряде районов норки существуют уже третий-четвертый год. С нашей точки зрения пора здесь производить хотя бы пробный промысел, который сможет разрешить практическую сторону результата акклиматизации и при правильной организации позволит собрать ценнейший научный материал (желудки, черепа и др.), столь необходимый для общей оценки акклиматизации нового вида.

---

[1] Трейден А., Американская норка в Красноярском крае, газ. «Красноярский рабочий» от 9.XII.1936 г.

[2] Вестник Дальневосточного филиала Академии Наук СССР, № 23, 1937.

Черносеребристая лисица (Vulpes fulvus Desm.) долгое время разводилась в вольерах зверосовхозов. В 1929—35 гг. она была выпущена в угодья ряда районов.

Выпуск этот имел целью улучшить качество шкурок местных лисиц путем гибридизации с интродуцированными черносеребристыми лисицами. Мероприятие это производилось таким образом, что сейчас трудно установить районы выпуска и количество выпущенных в угодья лисиц. Известно лишь, что выпуски были произведены на Камчатке (1929 г.), Красноярском крае, Восточной Сибири, Воронежской области (1932 г.), Коми АССР, Архангельской области (1933 г.) Украине и Туркмении (1934 г.), Карелии (1935 г.)[1]. Как правило, привыкшие к вольерам полуодомашненные лисы совершенно не шли в лес, напротив, они приходили к селениям человека, где и погибали главным образом от собак. Все выпуски черносеребристых лисиц кончились полной неудачей.

Скунс (Mephitis mephitis L.) выпущен в Воронежском заповеднике, дважды выпущен в бору Печенежского района Харьковской области (Украина), в Киргизии (Ходжа-Ата) и в Судзукском филиале Сихоте-Алиньского заповедника (остров Петров, ДВК). Размеры выпускаемых партий и годы выпусков приведены в нижеследующей таблице.

	1933 г.	1936 г.	1937 г.	Всего
Воронежский заповедник	26	—	—	26
Харьковская область. Печенеж. р-н	—	5	24	29
Киргизия, Ходжа-Ата	—	—	35	35
ДВК—ос. Петров	—	3	—	3
Всего . . .	26	8	59	93

Во всех случаях звери выпускались или весной, или в середине лета (август). В Воронежском заповеднике скунсы погибли в первый год. Относительно хода акклиматизации в Киргизии и ДВК точные сведения отсутствуют, так как после выпуска в Киргизии не прошло еще года, а в ДВК было выпущено слишком малое число зверей. На Украине, по данным Кириллова[2], осенью 1937 г. учтено 60 скунсов. По тем же сведениям, наблюдается острая конкуренция между скунсами и енотовидными собаками, которые также акклиматизируются в Печенежском охотхозяйстве.

С нашей точки зрения выбор районов акклиматизации скунса мало обоснован. При одновременной акклиматизации двух хищников, например, скунса и енотовидной собаки, легко предвидеть вероятное столкновение их «интересов». За исключением специального эксперимента, на наш взгляд, вряд ли стоит проводить акклиматизацию двух биологически сходных видов в одном районе, тем более что обширная территория нашей страны легко позволяет производить акклиматизацию каждого из названных видов в различных районах.

Енот (Procyon lotor L.) в числе 22, по инициативе Ташкентского зоопарка, выпущен 11 июля 1936 г. в Ореланбобских ореховых лесах Киргизии[3]. Результаты акклиматизации неизвестны.

---

[1] Остров Кара-Тангир (Каспий), газ. «Труд» от 10.I.1935 г.

[2] Кириллов, Онищенко, Акклиматизация уссурийских енотов на Украине 1935—1937 гг. (Рукопись).

[3] Ишунин Г. И., Енотовое ущелье, «Юный натуралист», № 6, 1937.

Из числа пушных видов, встречающихся на территории СССР, после революции[1] один из первых опытов акклиматизации был произведен с выхухолью в 1929 г. Только годом раньше было доказано, что выхухоль, вопреки существующему до того времени мнению[2], как и большинство других животных, можно длительно содержать в неволе[3]. В 1929 г. из пятнадцати выхухолей, привезенных в Москву из бассейна реки Воронеж, пять было доставлено в Смоленск и выпущены в виде опыта в Вонляровские пруды (бассейн Днепра)[4].

Первый же опыт искусственного расселения выхухоли оказался удачным. Несмотря на поздний срок (19.X) выпуска, малое число зверей (3 самца и 2 самки) и своеобразие Вонляровских прудов, обильно заросших водяной чумой (Elodea canadensis), выхухоль прижилась в новой обстановке.

За прошедшие с того времени восемь лет в районе выпуска при различных случайных обстоятельствах поймана в общей сложности двадцать одна выхухоль[5].

Сейчас пересадка выхухолей в новые водоемы осуществляется в широких масштабах. Группами по сотне штук зверьки перебрасываются при помощи различных видов транспорта на большие расстояния. Особенно много в этой области сделано Волжско-Камской охотпромбиостанцией (Казань).

Для характеристики масштаба работ по акклиматизации выхухоли укажем, что к 1 января 1938 г. в новые водоемы пересажено более двух тысяч зверей. Районы выпусков и общее развитие работы по годам характеризует нижеприводимая таблица.

Область	Год								
	1929	1931	1932	1933	1934	1935	1936	1937	Всего
Смоленская	5	—	—	—	—	—	—	—	5
Татарская АССР	—	7	28	46	73	468	300	461	1383
Московская	—	—	—	2	—	—	—	67	69
Куйбышевская	—	—	—	—	39	—	—	—	39
Киевская	—	18	—	—	86	18	—	63	185
Харьковская	—	—	—	—	—	—	—	28	28
Мордовская АССР	—	—	—	—	—	—	—	96	96
Рязанская	—	—	—	—	—	—	—	389	389
Башкирская АССР	—	—	—	—	48	61	—	100	209
Всего	5	25	28	48	246	547	300	1 204	2 403

Как видно из таблицы, выхухоли выпущены в девяти областях, при этом совершенно неравномерно. Например, в Московской области — 69, в Смоленской—5, а в Татарии—1198. При этом из общего количества 2409 выхухолей, посаженных в новые водоемы, 961 выпущена на территории выхухолевых хозяйств, 1252 в водоемы, лежащие в пределах естественного ареала вида, и только 185—в новый для выхухоли (бассейн реки Днепра[6]).

---

[1] В 1886 г. пять бобров, привезенных из б. Минской губернии, были выпущены в бассейне реки Воронежа (Граве Г. Л., 1931, стр. 123).

[2] См. Парамонов А. А., К биологии выхухоли, изд. Главнаука. Москва, 1928.

[3] Вяжлинский Д. М., Фейгин Г. А., Шапошников Л. В., К биологии выхухоли, Тр. Центральной лесной опытной станции, в. VIII, 1930.

[4] Подробнее см. Вяжлинский Д. М. и Шапошников Л. В., Опыт содержания выхухолей в вольере и т. д., Зоол. журнал, т. XII, в. I, 1932.

[5] Обследование произведено автором совместно с Д. М Вяжлинским в ноябре 1937 г.

[6] Мы считаем обитание выхухоли в среднем течении реки Днепра в историческое время не доказанным. Подтверждение этому можно найти в сборнике «Выхухоль», Внешторгиздат, 1936.

Касаясь результатов пересадок, нужно сказать, что выхухоль не являлась исключением и по акклиматизации этого вида имеется также мало сведений, как и по многим другим. Промысел на нее запрещен, а достаточно широкого изучения проводимых переселений не проводится, в связи с чем количественных выражений успеха дать невозможно. Вместе с тем все разрозненные данные говорят о том, что во всех пунктах выпуска выхухоли ужились. В некоторых случаях наблюдались миграции отдельных особей (например, в Башкирии). Ознакомившись лично с девятилетним результатом выпуска пяти особей в пруды под Смоленском, мы считаем вполне вероятным успех большинства интродукций выхухоли.

Белка-телеутка (Sciurus vulgaris exalbidus Pall.) выпущена дважды в островные боры Кар-Каралинского и Баян-Аульского лесхозов, расположенных в Карагандинской области Северного Казахстана. В 1927 г. здесь было выпущено 30 белок и в 1934 г.—67. По данным Каззаготпушнины, белки сильно размножились. Численность их определяют приблизительно в 20 тысяч штук. Промысла нет.

Суслик-песчаник (Citellus fulvus Licht.) в 1929 и 1931 гг. выпускался на острове Аральского моря Барса-Кельмес (Казахстан). В первом случае было привезено и выпущено 750 сусликов и во втором—1694. Всего, следовательно, на острове Барса-Кельмес выпущено 2444 суслика. Промысел начался с 1935 г. По данным А. А. Слудского (1938[1]), за первый год промысла заготовлено 11 тысяч шкурок, в 1936 г.—25 тысяч и в 1937 г.—32 тысячи. По этим данным выходит, что за три года промысла добыто суслика почти в 30 раз больше выпущенного числа.

Енотовидная собака (Nyctereutes procyonoides Gray), как известно, обитающая в ДВК преимущественно к югу от реки Амура, впервые была выпущена в числе 20 особей на остров Аскольд (ДВК) в 1929 г. Спустя три года здесь насчитывалось 350 зверей[2]. С 1929 по 1934 г. этот вид настойчиво и успешно разводился в клетках в многочисленных зверосовхозах. Расходы на содержание енотовидной собаки оказались, однако, слишком велики. В ряде совхозов себестоимость шкурки в 20 и даже 30 раз превосходила заготовительную цену (по ДВК). Вероятно, хотя бы отчасти, в связи с этим с 1934 г. сразу в широких масштабах приступили к интродукции полуодомашненных зверей для акклиматизации в естественных условиях. В 1934 г. в десять областей и республик была интродуцирована 551 особь, в 1935 г.—461, в 1936 г.—1200 и в 1937 г.—181. Районы и число интродуцированных зверей по годам характеризует следующая таблица (стр. 903).

Всего, следовательно, в 39 пунктах 24 областей и республик по 1937 г. включительно было выпущено в угодья 2413 енотовидных собаки. Из этого числа 434 особи выпущены на территории шести заповедников. В большинстве других пунктов выпуска или ранее существовали охотничьи хозяйства, или были организованы вслед за интродукцией зверей. Е. П. Спангенберг, анализируя результаты интродукций 1934 и 1935 гг. приходит к выводу, что благоприятные условия енотовидные собаки из 18 пунктов нашли только в 6: в пределах Киргизии, Армении, Краснодарского края, Украины и Дагестана. Во всех остальных пунктах выпуска (1934 и 1935) зверям нехватает корма в течение 4—9 зимних месяцев, в связи с чем при недостаточной искусственной подкормке наблюдаются широкие миграции (до 100 и более километров) и гибель многих особей. Вместе с тем даже в пределах районов последней категории обычно ното-

---

[1] Слудский А. А., Суслик-песчаник, Алма-Ата, 1938.
[2] Стаханов В. С., Енотовидная собака или нотхауза (рукопись).

Сводная таблица интродукций снотовидной собаки

№ п/п	Год / Район	1929 Число пунктов	1929 Число зверей	1934 Число пунктов	1934 Число зверей	1935 Число пунктов	1935 Число зверей	1936 Число пунктов	1936 Число зверей	1937 Число пунктов	1937 Число зверей	Всего Число пунктов	Всего Число зверей
1	ДВК (ос. Аскольд)	1	20	—	—	—	—	—	—	—	—	1	20
2	Калининская область	—	—	1	50	—	—	—	—	—	—	1	50
3	Куйбышевская область	—	—	1	42	—	—	—	—	—	—	1	42
4	Татарская АССР	—	—	1	50	1	50	—	—	—	—	1	100
5	Оренбургская область	—	—	1	72	—	—	—	—	—	—	1	72
6	Краснодарский край	—	—	1	45	—	—	1	100	—	—	2	145
7	Орджоникидзевский край	—	—	1	40	1	90	—	—	—	—	1	130
8	Дагестанская АССР	—	—	1	45	1	17	—	—	—	—	1	62
9	Армянская ССР	—	—	1	100	—	—	—	—	—	—	1	100
10	Киргизская ССР	—	—	1	78	—	—	—	—	—	—	1	78
11	Алтайский край (Ойротия)	—	—	1	29	2	68	—	—	—	—	3	97
12	Ленинградская область	—	—	—	—	2	80	1	50	—	—	3	130
13	Башкирская АССР	—	—	—	—	1	50	—	—	—	—	1	50
14	Украинская ССР	—	—	—	—	2	80	1	100	—	—	3	180
15	Новосибирская область	—	—	—	—	1	26	—	—	—	—	1	26
16	Ярославская область	—	—	—	—	—	—	1	100	—	—	1	100
17	Горьковская »	—	—	—	—	—	—	1	98	—	—	1	98
18	Смоленская »	—	—	—	—	—	—	3	100	—	—	3	100
19	Рязанская »	—	—	—	—	—	—	1	100	—	—	1	100
20	Белорусская ССР	—	—	—	—	—	—	2	50	—	—	2	50
21	Воронежская область	—	—	—	—	—	—	1	100	—	—	1	100
22	Саратовская »	—	—	—	—	—	—	1	99	—	—	1	99
23	Сталинградская »	—	—	—	—	—	—	1	97	—	—	1	97
24	Казахская АССР	—	—	—	—	—	—	3	206	1	181	4	387
	Всего	1	20	10	551	11	461	17	1 200	1	181	39	2 413

видные собаки в небольшом числе сохраняются и более или менее регулярно плодятся. Интересно отметить, что енотовидные собаки нередко широко расходятся от места их выпуска даже в южных богатых кормом районах. В связи с последним обстоятельством Е. П. Спангенберг[1] и здесь рекомендует производить подкормку в целях искуственной концентрации популяции, что облегчит охрану и учет.

Помимо неблагоприятных экологических условий (в северных районах), миграции зверей от мест выпуска в ряде случаев обусловлены поздним сроком выпуска (осень,) плохой организацией самого выпуска (например, отсутствие подкормки) и качеством самих животных, отвыкших в неволе самостоятельно добывать корм.

Енотовидная собака в известной степени конкурирует с барсуком и лисицей, для первого являясь конкурентом в кормах и по норам и для второй—по норам (в период размножения). Вместе с тем ценность пушнины, которая может быть получена от енотовидной собаки, бесспорно ниже лисьей (особенно в северных районах).

Не решая здесь вопроса о возможности акклиматизации енотовидной собаки в средней и северной полосе Союза, отметим все же, что, по нашему мнению, существующий масштаб работ мало оправдывается деловыми соображениями. Енотовидная собака занимает ограниченный ареал в Восточной Азии, при этом границы ареала обусловлены, повидимому, биотическими факторами, так как не совпадают с какими-либо физическими преградами. Естественно было бы если не предварительно, то по крайней мере одновременно с началом работ по интродукции этого вида исследовать причины, обусловливающие границы естественного ареала и неравномерное распределение популяций внутри ареала. Знание этих сторон экологии вида несомненно позволило бы действовать обоснованно и избежать многих ошибок. Вместе с тем только в 1938 г., т. е. на четвертый год широкой акклиматизации вида, приступили к необходимым исследованиям на родине енотовидной собаки.

Повторяем, так широко развернутые работы на базе голого эмпиризма хотя безусловно и интересны, но с нашей точки зрения неправильны. Даже если избрать экспериментальный путь разрешения вопроса, можно продуманно интродуцировать животных в различные экологические зоны (и их части). Однако, рассматривая перечень пунктов, куда была интродуцирована енотовидная собака, приходится признать некоторую бессистемность в выборе этих районов.

Соболь (Martes zibellina L.) до настоящего времени находится вне сферы практических работ по акклиматизации пушных зверей. Начиная с 1930 г., нам известны лишь четыре интродукции соболя в новые районы. Во всех случаях это мероприятие проводилось местными организациями, и существующие сведения о ценнейшем опыте носят совершенно случайный характер. Тем не менее, ввиду важности вопроса, мы считаем необходимым привести даже эти неполные данные.

В 1930 г. соболи, взятые из Баргузинского заповедника, были выпущены в Голандинском заказнике Бурят-Монголии[2].

В том же году был произведен выпуск соболя на Шантарских островах (ДВК). Спустя два года в Бурят-Монголии было заготовлено более десяти темных соболей типа баргузинских.

В 1933 г. неизвестное нам число уральских соболей было выпущено на территории Демьянского ПОС Омской области. В 1936 г.

---

[1] Спангенберг Е. П., Научный отчет за 1936 г. (рукопись).

[2] Буякович Н., Реакклиматизация соболя, «Союзпушнина», № 11—12, стр. 42, а также устное сообщение Н. Н. Топоркова.

сюда же была произведена повторная интродукция соболей. Более точные сведения о самой интродукции и ее результатах выяснить нам не удалось. Несомненно лишь, что имели место три-четыре опыта акклиматизации соболей.

Для увеличения поголовья соболей практикуется организация заповедников, заказников и видовых запусков. Соболиные заповедники, как показал, например, многолетний баргузинский опыт, играют большую роль для сохранения вида[1].

Ввиду трудности концентрации соболей на небольших площадях лучшим путем к увеличению его численности остается широкое расселение вида по всей территории азиатской тайги.

Таким образом, считаем, что для увеличения численности соболя путем акклиматизации его в новых районах сделано слишком мало.

Добавим к этому, что, по нашему мнению, в будущем при интродукции соболей в новые районы следует ориентироваться не на ведомственные, а на колхозные хозяйства, поручая самим охотникам, высоко ценящим зверя, охрану основного поголовья и эксплоатацию пушных богатств приписанных угодий. С нашей точки зрения это единственный реальный путь широкого расселения вида.

Речной бобр (Castor fiber L.), значительно размножившийся в заповедниках, начиная с 1934 г. искусственно расселяется в новые районы. Первая интродукция шести зверей, взятых из Воронежского заповедника, была произведена в 1934 г. на территории Лапландского заповедника (Кольский полуостров)[2]. Позднее бобры ежегодно перевозились и выпускались в новых районах. Всего за четыре года расселено более ста бобров. Размеры интродукций бобров по районам и годам видны из следующей таблицы[3]:

Район	Год				Всего
	1934	1935	1936	1937	
Мурманская область		12[1]	13	10	44
Архангельская область (Слободское хозяйство)	—	—	13	—	14
Мордовская АССР (заповедник)	—	—	8	10	18
Калининская область (Центральный лесной заповедник)	—	—	10	8	18
Рязанская область (Окский заповедник)	—	—	—	12	12
Воронежская область (Хоперский заповедник)	—	—	—	10	10
Омская область (Демьянская ПЭС)	—	11	—	8	19
Всего	8	23	45	58	134

Таким образом, в тринадцати пунктах за четыре года выпущено в угодьях около 140 бобров. При этом семь интродукций произведено на территории заповедников и шесть в охотничьи хозяйства или на территории промыслово-охотничьих станций. Из общего чис-

---

[1] Дулькейт Г. Д., Материалы по изучению соболя и соболиного хозяйства Большой Шантар, Изв. Тихоокеан. научно пром. ст., Владивосток, 1929.

[2] Газ. «Воронежская коммуна» от 18 ноября 1937 г.

[3] Приводимые цифры не вполне точны. В Архангельской области, например, Попов (газ. «Холмогорский колхозник» от августа 1937 г.) пишет о выпуске 12 бобров, Паровщиков (газ. «За советскую пушнину» от 11.V.1937 г.) — о 14 бобрах, данные Союззаготпушнины содержат указания о выпуске 9 и 11 бобров, а В. Н. Макаров (Комитет по заповедникам) сообщил, что выпущено 20 бобров.

ла 134 только 19 бобров, выпущенные в Омской области, взяты из Кондо-Сосвинского заповедника. Все остальные происходят из Воронежского заповедника.

Результаты акклиматизации бобров не вполне ясны, так как большая часть зверей выпущена в угодья лишь в 1936 и 1937 гг. Известно, что на Кольском полуострове бобры, выпущенные в 1935 и 1936 гг. на реках Лайрека и Оленице, прижились. За 1937 г. 5 бобров обнаружено в среднем течении реки Лайрека, 4 на Лайручье и 2 бобра в нижнем течении реки Оленец. Насколько можно судить по разрозненным сведениям, бобры также прижились и в большинстве других новых районов.

В Центральном лесном заповеднике часть бобров была поймана рысями, в Окском несколько пало после выпуска.

Учитывая высокую ценность бобрового меха, достаточное количество племенного материала в заповедниках, почти повсеместное обилие кормовых запасов, хорошую размножаемость вида и склонность бобра жить колониями, считаем необходимым приступить к планомерному расселению бобра по территории всей лесной полосы Союза.

Алтайский сурок (Marmota baibacina Kast.) впервые в 1934 г. в числе 113 особей был привезен в Дагестанскую АССР и выпущен на высокогорном плато Верхнего Гуниба[1]. Сурки обосновались в норах, ежегодно размножаются (начиная с 1936 г.), однако численность их невелика. По не вполне проверенным данным общее поголовье в 1937 г. здесь было раза в три меньше числа выпущенных. Второй выпуск 50 сурков был произведен в 1936 г. в Баймакском районе Башкирии. Сведения о результатах выпуска отсутствуют. В 1937 г. 236 сурков было отловлено в Кош-Агачском аймаке Ойротии и выпущены в Онгудайском (127) и Элекмонарском (109) аймаках той же Ойротии[2]. Всего, следовательно, с 1934 до 1938 г. в новые районы было выпущено 399 алтайских сурков. Судьба большинства из них, к сожалению, неизвестна.

Заяц-русак (Lepas europaeus L.), отловленный в Башкирии, в марте 1936 г. был выпущен в числе 205 особей в Масленинском районе Новосибирской области. Выпуск был произведен близ речек Укроп и Талица на территории Пеньковского и Николаевского сельсоветов. Зайцы прижились и несколько расселились, так как появились на территории Легостаевского и Черепановского районов. В наибольшем числе встречаются русаки в радиусе 10—12 км от первоначального места выпуска. Зимой 1937 г. в радиусе 3—3,5 км. Заготпунктом здесь было отловлено 30 зайцев[3].

Каменная куница (Martes foina Erx.) в числе 59 особей выпущена в 1936 г. на территории Ерахтурского и Бельского районов Рязанской области, в пределах Окско-Касимовского охотхозяйства СЗП. Специальных наблюдений хозяйством не проводилось. Известно лишь, что куницы значительно расселились по территории.

Колонок (Kolonocus sibiricus Pall.), завезенный из Западной Сибири, был выпущен в числе 28 особей в 1937 г. на территории Лыковской лесной дачи Семеновского района, Горьковской области. Зимой 1937/38 г. обнаружены следы колонков, однако учета не проведено.

Из числа семнадцати видов пушных зверей, акклиматизация которых проводится в СССР, к настоящему времени (1938) только три

---

[1] Денин, Редкий пушной зверок, газ. «Комсомолец Дагестана» от 12.VIII.1937 г.

[2] Газ. «Красная Ойротия». Размножение пушных зверьков (10.VIII.1937 г.) и Разведение сурка (27.IX.1937 г.).

[3] См. газ. «Советская Сибирь» (Новосибирск) от 9.I и 11.IX.1937 г.

вида дали уже некоторый хозяйственный результат. Таковы ондатра, заготовленная в 1937 г. в числе 32 241 шкурки (10 областей), суслик-песчаник, заготовленный на ос. Барса-Кельмес в том же году в числе 32 тысяч и нутрия в Грузии, давшая в марте 1938 г. около 1000 шкурок. В отношении других видов, благодаря отсутствию промысла и изучения хода акклиматизации, трудно судить о результате.

Существующее положение, на наш взгляд, нельзя считать неожиданным или случайным. Даже из краткого обзора совершенно очевидно, что при проведении акклиматизационных работ были допущены многочисленные и грубые ошибки. Главным и общим недостатком нужно считать отсутствие единого продуманного плана этих работ. Следствием беспlановости явился случайный и неправильный выбор видов, непродуманный и часто неудачный выбор районов и участков для интродукции новых видов, неправильные сроки самих интродукций, отсутствие изучения опытов и в результате повторение ошибок и, наконец, почти полное невнимание к организации добычи новых видов и работы с населением в местах, где проводилась акклиматизация пушных зверей.

В пояснение сказанного приведем несколько кратких примеров. Какими деловыми соображениями можно объяснить, например, интродукцию колонка в Горьковскую область? Вид этот широко распространен в азиатской части СССР, причем явно недостаточно промышляется в таежной полосе. В Горьковской же области в случае успеха акклиматизации может быть вытеснен местный пушной вид — черный хорек (Putorius putorius L.). Мало понятна для нас также цель интродукции каменной куницы в Рязанскую область. Енотовидной собаки за четыре года выпущено в угодья 2413 особей, а речного бобра за тот же период почти в двадцать раз меньше (137). Вместе с тем вряд ли могут быть разногласия в том, какой из двух видов может дать бóльший хозяйственный эффект. Относительно енотовидной собаки мы даже не знаем причин, ограничивающих ее расселение на родине, а в отношении бобра точно известно, что, например, многочисленная колония воронежских бобров образовалась в результате выпуска здесь пяти зверей в 1886 г. (Граве Г. Л., 1931).

Примеров неудачного выбора районов можно привести множество. Ондатра сперва интродуцировалась только на север, где она не могла достаточно хорошо существовать. Позднее ондатра была выпущена в озерах Сыр-дарьи, где вслед затем ее пытались уничтожить. Нутрия в Казахстане выпущена в заведомо худшем участке, чем рекомендовала обследовавшая место экспедиция. Больше двух тысяч отловленной выхухоли выпущено в пределах естественного ареала вида и только 68 штук—в бассейны новых рек. Почти половина пунктов выпуска американской норки лежит в пределах ареала европейской. На Кольском полуострове, в бассейне реки Демьянки, в верховьях Конды и Сосьвы американская норка выпущена в районы, заселенные ранее ондатрой. На Украине в одно и то же хозяйство выпущены скунс и енотовидная собака. При этом в большинстве приведенных случаев совершенно не учитывалась возможность конкуренции или прямого преследования (ондатра и норка). Мы уже говорили о допустимости (с нашей точки зрения) интродукции нового вида с расчетом на вытеснение местной формы, однако целесообразность этого следует заранее продумать для каждого отдельного случая. Несомненно и норке неплохо в местах, заселенных ондатрой, но делалось это, видимо, не для норки. Просматривая районы, куда интродуцировались различные виды, легко заметить, что в один район последовательно выпускались несколько

видов, в другие же ни одного. Например, в Омской области в пределах Демьянской ПОС выпущены соболь, ондатра, бобр и американская норка. На территории Умбской ПОС (Мурманский округ) выпущены енотовидная собака, ондатра, американская норка, бобр; в Печенежском хозяйстве (Украина)—енотовидная собака, лисица, скунс и выхухоль и т. д. Сущность этого явления заключается в том, что до настоящего времени стремятся производить интродукцию новых видов только в организационные, ведомственные или другие хозяйства. Как раз этим объясняется и общая спорадичность интродукций и совпадение мест акклиматизации различных видов. Мы считаем такой принцип неправильным. Единственный путь действительно широкой и равномерной акклиматизации пушных зверей (не зависящий от расположения хозяйств), на наш взгляд—привлекать местное население (колхозы), заинтересовывая его в хозяйствовании и проводя широкую разъяснительную работу.

Таким образом, в области акклиматизации пушных зверей в СССР проделана очень большая и интересная работа. Уже имеется некоторый хозяйственный эффект в виде заготовляемых шкурок трех акклиматизированных видов. Однако сами работы в значительной своей части проведены полукустарно, что, между прочим, и объясняет тот факт, что результаты мы имеем значительно меньше тех, которые должны были бы быть при тех же затратах, но несколько иной организации дела.

Мы считаем особенно необходимым принятие общегосударственного плана работ по акклиматизации. В отношении выбора видов отметим, что, по нашему мнению, в ближайшее время следует обратить главное внимание на речного бобра, соболя и выхухоль, проводя одновременно опыты переселения калана на Северное побережье европейской части Союза, широкое изучение хода акклиматизации всех уже интродуцированных видов и организацию эксплоатации тех из них, численность которых позволяет это.

СОДЕРЖАНИЕ

CONTENTS

Технический редактор В. С. Григорьев

Сдано в набор 21/IX 1938 г. Подписано к печати 24/I 1939 г.
Формат бумаги 14 печатн. л. 59 000 знаков в печ. л.
Уполномоч. Главлита РСФСР № 715 Тираж 1 900 экз. АНИ № 883 Зак. 1129

15-я тип. ОГИЗ треста «Полиграфкнига», Москва, Мал. Дмитровка, 18.

ПРАВИЛА ДЛЯ АВТОРОВ

1. Зоологический журнал печатает статьи, являющиеся результатом научных исследований по всем разделам зоологии, преимущественно же по эволюции, систематике, морфологии, экологии, зоогеографии и гидробиологии. **Статьи по фаунистике и посвященные описанию новых форм принимаются лишь в исключительных случаях,** в зависимости от их ценности и новизны.

2. Статьи, присылаемые без предварительного согласования с редакцией, не должны превышать 1 печ. листа (40.000 знаков, включая в этот объем таблицы, рисунки, иностранное резюме и список цитированной литературы).

3. Название статьи должно точно и коротко передавать содержание.

4. Детально **история вопроса,** как правило, **излагаться не должна.** Во введении необходимо лишь дать краткую картину состояния вопроса к моменту сдачи статьи в печать.

5. Изложение желательно вести по следующим пунктам: 1. Введение. Постановка вопроса и его положение в литературе. — 2. Методика и материал. — 3. Описание оригинальных наблюдений или опытов. — 4. Обсуждение полученных данных. — 5. Выводы в виде отдельных, сжато изложенных, параграфов. — 6. Список цитированной литературы. — 7. Резюме для перевода на иностранный язык.

6. Рукописи должны быть переписаны без помарок и исправлений на машинке на одной стороне листа (первый оттиск, а не после копировальной бумаги) на бумаге, допускающей правку чернилами, с двойным интервалом между строками и полями с левой стороны не менее 3 см, а с правой — ½ см. Страницы рукописи должны быть перенумерованы. В заголовке статьи должно быть указано, откуда она исходит. К статье должен быть приложен точный адрес и имя и отчество автора.

7. Латинский текст среди русского вписывается или на машинке или от руки разборчивым (печатного типа) почерком.

8. Сокращения слов допускаются лишь такие, которые приняты в Большой и Малой советской энциклопедии. Например, сокращения мер таковы: кг; г; мг; л; км; м; м³; см; см³; мм.

9. После переписки на машинке рукопись должна быть тщательно выверена автором и исправлена чернилами (не красными).

10. Цифровые материалы надо, по возможности, выносить в сводные таблицы. Таблицы печатаются на машинке на отдельных листах бумаги и размещаются после первого упоминания таблицы в тексте. Каждая таблица имеет свой порядковый номер и заглавие, указывающее на ее содержание. **Сырой статистический материал не печатается.**

11. Диаграммы не должны дублировать данных, приведенных в таблицах. Каждый рисунок должен быть подклеен на особый лист бумаги с полями, на которых должно быть обозначено: название журнала, автор, название статьи и номер рисунка. Надписи на рисунках должны быть сделаны крупно и четко в расчете на уменьшение при изготовлении клише.

12. Иллюстрации (диаграммы и фотографии) должны быть пригодны для непосредственного цинкографического воспроизведения (фотоконтрастные, чертежи — черной тушью — пером, тени при помощи точек или трихов). Желательно, чтобы рисунки были на ⅓ больше, чем они должны быть в печати.

13. Объяснительные подписи ко всем рисункам должны быть на особом листе в порядке нумерации рисунков. Место рисунков в тексте указывается карандашем на полях рукописи.

14. Первое упоминание в тексте и таблицах названия вида животного приводится по-русски и по-латински. Например, водяной ослик (Asellus aquaticus L.). При дальнейших упоминаниях, если данный вид имеет русское название, приводится лишь русское название, если же русского названия нет, то первая буква рода и видовое название по-латински. Например. A. mellifera или A. m. ligustica (для подвидов).

15. Ссылки на литературу в тексте приводятся так: Северцов, 1914 или Браун (Brown), 1914. При первом упоминании иностранного автора в скобках приводится его фамилия в латинском написании, затем фамилия пишется по-русски.

16. Список литературы должен содержать лишь цитированные в статье работы русских и иностранных авторов, располагаемых в порядке русского алфавита (пример: автор, инициалы автора, сокращенное название журнала, том, выпуск, страница, издательство или место издания, год).

17. Русский текст для резюме на иностранном языке (перевод делается в редакции) не должен превышать ⅕ текста всей статьи и, по возможности, снабжаться переводами специальных терминов.

18. Без выполнения указанных условий рукописи к печати не принимаются.

19. Редакция Зоологического журнала оставляет за собой право производить сокращения и редакционные изменения рукописей.

20. Авторам предоставляется 25 оттисков их статей бесплатно

21. Статьи и всю переписку следует посылать по адресу: **Москва, ул. Герцена, д. № 6, Институт зоологии МГУ, редакции Зоологического журнала.**

Цена 5 руб.